Nicht f. d. Austausch

Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*

(Mit 34 Tabellen und 2 Textfiguren)

Eingereicht zur Erlangung der
Würde eines Dr. rer. nat. habil.
in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Dr. Eckhard Kuhn
Assistent am Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1937

15 N 3

Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*

(Mit 34 Tabellen und 2 Textfiguren)

Eingereicht zur Erlangung der
Würde eines Dr. rer. nat. habil.
in der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

Von

Dr. Eckhard Kuhn
Assistent am Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem

Leipzig
Verlag von Gebrüder Borntraeger
1937

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Befruchtungsphysiologische Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*

von

Eckhard Kuhn

(Aus dem Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie, Abtlg. F. v. Wettstein, Berlin-Dahlem)[1])

Mit 34 Tabellen und 2 Textfiguren

(Eingegangen am 23. November 1936)

Inhaltsübersicht

Seite

A. Einleitung 388
B. Darstellung des Problems 389
I. Die Vererbung der Blütenfüllung in den Grundzügen 389
II. Die Deutung des Grundproblems der immerspaltenden Pflanzen 389
III. Bisherige Untersuchungen des immerspaltenden Pollens 390
IV. Spezielle Genetik der immerspaltenden Pflanzen 393
V. Schluß 397
C. Eigene Untersuchungen 397
I. Fragestellung 397
II. Züchterische Analyse des untersuchten Materials 398
III. Morphologie und Zytologie des Pollens 407
IV. Pollenkeimung in vitro 408
1. Methodik 408
2. Untersuchung der Pollenkeimung 411
3. Untersuchung der Pollenschläuche 428
V. Abgezählte Bestäubungen 429
1. Fragestellung und Methodik 429
2. Vergleichende Bestäubungen mit normalem und immerspaltendem Pollen 433
3. Bestäubungen immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂ 452
4. Zusammenfassende Besprechung der Bestäubungsergebnisse in methodischer Hinsicht 455
5. Die Stellung der Samen in der Frucht 458
6. Untersuchung der Nachkommenschaften 462
7. Diskussion der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens . . 469
VI. Schluß 476
VII. Zusammenfassung 478

[1]) Mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft (Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft).

A. Einleitung

Der sonderbare Erbgang der Blütenfüllung bei den immerspaltenden Pflanzen der Levkoje (*Matthiola incana* R. Br.) wird in den meisten Lehrbüchern der Vererbungswissenschaft behandelt. Seit der züchterischen Analyse durch Saunders 1907—1915 (vgl. Saunders 1911, 1928) ist der Fall vielfach diskutiert und bearbeitet worden, seine Deutung war lange Zeit umstritten. Heute gilt allerdings das Problem als in den Grundzügen gelöst. Man ist meist der Auffassung, daß allein die Annahme einer selektiven Pollensterilität in Betracht kommt.

Die Problemlage wird im ersten Teil dieser Arbeit dargestellt. Eine kritische Prüfung der vorliegenden Theorien und Untersuchungen zeigt, daß eine Lösung des Problems noch aussteht. Der *Matthiola*-Fall kann nicht nur durch die Annahme eines im Pollen gonisch letal wirkenden Faktors, sondern auch nach Winkler (1930) durch die Annahme einer regelmäßig eintretenden, 100prozentigen Faktorenmutation („Konversion")[1]) erklärt werden. Die Untersuchungen von Waddington (1929) über die Pollenkeimung können nicht als beweisend für die Annahme einer selektiven Pollensterilität angesehen werden.

Es kann also nur durch neue befruchtungsphysiologische Untersuchungen (Prüfung der Keimungs- und Befruchtungsfähigkeit des Pollens) eine Entscheidung zwischen der Letalitäts- und Konversionserklärung erbracht werden. Über diese Untersuchungen wird im zweiten Teil der Arbeit berichtet. Der Hauptwert war dabei, angesichts der bisher ohne Erfolg gebliebenen Bemühungen, auf die Ausarbeitung einwandfreier Methoden zu legen. Es stellte sich bald heraus, daß nur durch mühsame und langwierige Experimente zum Ziele zu kommen war. Trotzdem erschien eine Fortsetzung der Untersuchungen wünschenswert, da die Ergebnisse zunächst für die Konversionserklärung zu sprechen schienen. Ein Beweis für eine regelmäßige und 100prozentige Faktorenmutation („Konversion") würde über die Klärung des *Matthiola*-Falles hinaus von erheblicher theoretischer Bedeutung sein.

Die Untersuchungen wurden mit Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft ausgeführt, für die ich auch an dieser Stelle bestens danke. Für aufopfernde und gewissenhafte technische Mitarbeit bin ich Frl. Marianne Albrecht zu großem Dank verpflichtet.

Über einige Ergebnisse wurde schon auf der Tagung der Deutschen Botanischen Gesellschaft in Marburg (Kuhn 1934) und auf der Tagung der Deutschen Gesellschaft für Vererbungswissenschaft in Jena (Kuhn 1935) berichtet.

---

[1]) Es sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß diese Annahme ganz unabhängig von der Gültigkeit der Winklerschen Erklärung des Faktorenaustausches durch Konversion möglich ist. Über „Konversion", vgl. Anmerkung 1 auf S. 390.

B. Darstellung des Problems

I. Die Vererbung der Blütenfüllung in den Grundzügen

Zunächst soll die Vererbung der Blütenfüllung in den Grundzügen dargestellt werden. Wir beschränken uns dabei auf das für unsere Fragestellung Wichtige, gehen also auf die historische Entwicklung des Problems, insbesondere auf die von Saunders (1911) aufgestellte bifaktorielle Theorie nicht ein.

Die gefüllt blühenden Pflanzen bei *Matthiola* sind völlig steril. Gefüllte Pflanzen können daher nur in der Nachkommenschaft von einfachen Pflanzen erhalten werden, die heterozygot für das Merkmal „gefüllt" sind. Es gibt nun zwei Typen von Heterozygoten, die sich in ihrem Erbverhalten unterscheiden. Der eine spaltet in der Nachkommenschaft im Verhältnis 3 : 1 in Einfache und Gefüllte auf. Von den Einfachen züchtet $^1/_3$ rein weiter, $^2/_3$ spalten in der gleichen Weise wieder auf. Die Füllung wird von einem einfachen, rezessiven Erbfaktor s bedingt, die Heterozygoten haben die Formel Ss. Die Nachkommenschaft besteht aus 1 SS (konstant einfach) : 2 Ss (3 : 1 spaltend : 1 ss (gefüllt). Die SS- und Ss-Pflanzen, deren Erbverhalten ganz den Mendelschen Regeln folgt, sollen als „normal" bezeichnet werden.

In der Gartenkultur werden aber die gefüllten Pflanzen in der Nachkommenschaft eines anderen Typs von heterozygoten, einfach blühenden Individuen erhalten. Dieser gibt Einfache und Gefüllte nicht in einem Verhältnis von 3 : 1, sondern im Verhältnis von etwa 1 : 1. Die einfachen F_1-Pflanzen spalten sämtlich in der F_2 wieder in der gleichen abnormen Weise auf. Aus diesem Typ von Heterozygoten ist also kein reinzüchtender Stamm zu gewinnen, er heißt daher immerspaltend.

Das Fehlen der homozygot einfachen Pflanzen kann nicht auf einem frühzeitigen Absterben dieser Zygotenklasse beruhen, da dann Einfache und Gefüllte in einem Verhältnis von 2 : 1 gefunden werden müßten. Offenbar gelangt also eine Gametenklasse nicht zur Befruchtung. Aus dem Ergebnis reziproker Kreuzungen zwischen dem „konstant einfachen" und dem „immerspaltend einfachen" Typ (Saunders 1911) folgt eindeutig[1]), daß bei den immerspaltenden Pflanzen der Faktor S nur durch die Eizellen, nicht aber durch die Pollenkörner übertragen wird. Der Faktor S ist also hier irgendwie verändert worden, er wird S′ genannt. Formal ist damit das Spaltungsergebnis erklärt: es werden S′- und s-Eizellen gebildet. Diese können nur von s-Pollenkörnern befruchtet werden, so daß die Nachkommenschaft aus 1 S′s (einfach): 1 ss (gefüllt) besteht.

II. Die Deutung des Grundproblems der immerspaltenden Pflanzen

Das Grundproblem bei dem abweichenden Erbgang der immerspaltenden Pflanzen besteht also darin, daß der Pollen nur den Faktor s, aber nicht den Faktor S′ überträgt. A priori sind zwei prinzipiell verschiedene Erklärungs-

[1]) Eine übersichtliche Darstellung dieser Kreuzungsergebnisse findet sich bei Goldschmidt (1928, S. 344) und bei Kappert (1932, S. 148; 1934, S. 77).

möglichkeiten dafür denkbar: 1. Die Hälfte der Pollenkörner enthält zwar den Faktor S', gelangt aber nicht zur Befruchtung. 2. Alle Pollenkörner enthalten nur den Faktor s.

Im ersten Falle wird eine selektive, gonische Pollensterilität angenommen. Diese Theorie ist von Goldschmidt (1913), Belling (1915) und Frost (1915) aufgestellt worden. Der Faktor S' soll auf alle Pollenkörner letal wirken, die ihn erhalten.

Im zweiten Falle kann man entweder eine vor der Reduktionsteilung erfolgende Elimination, oder eine Umwandlung der S'-Pollenkörner annehmen. Saunders vermutet, daß infolge einer somatischen Reduktion in alle männlichen Gonen von vornherein nur der Faktor s bzw. die Füllungsfaktoren gelangen. Es braucht nicht näher ausgeführt zu werden, daß nach dem heutigen Stande unserer Kenntnisse die Annahme einer somatischen Reduktion zur Erklärung des *Matthiola*-Falles nicht mehr diskutierbar ist. Snow (1924, S. 317) äußerte, daß die Saunderssche Annahme einer Elimination des S'-Faktors „could be reconciled with current views of chromosome mechanism and segregation at meiosis, if interpreted in the sense of a regularly recurring loss mutation somewhere in the cell-divisions leading to pollen formation". Eine ähnliche Vorstellung hat Winkler (1930, S. 129/130) — ohne Kenntnis der Snowschen Bemerkung — im Rahmen seiner Konversionstheorie näher entwickelt.

Winkler nimmt an, daß in den Pollenkörnern der Faktor S' regelmäßig und zu 100 % in s mutiert („konvertiert")[1]. Nach Winkler müssen also wie nach Saunders alle Pollenkörner den Faktor s enthalten. Die Annahme von Winkler erscheint durchaus möglich, wenn sie auch nach dem bisherigen Stande unseres Wissens nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat. Eine 100prozentige Mutation eines Faktors in sein rezessives Allel würde weit über die Mutationshäufigkeit der bisher bekannten sogen. mutablen Gene hinausgehen.

Für das Grundproblem der immerspaltenden Pflanzen ist also sowohl die Annahme einer gonischen Sterilität des Faktors S' („Letalitätserklärung") als auch die Annahme einer Mutation („Konversion") des Faktors S' in s („Konversionserklärung") diskutierbar. Bei Zutreffen der „Letalitätserklärung" muß die Hälfte des immerspaltenden Pollens nicht befruchtungsfähig sein, während bei Zutreffen der „Konversionserklärung" der Pollen zu 100 % tauglich sein muß. Im nächsten Abschnitt sollen die bisher in der Literatur über den immerspaltenden Pollen vorliegenden Untersuchungen besprochen werden.

III. Bisherige Untersuchungen des immerspaltenden Pollens

Wie schon Frost (1915, S. 628) und Saunders (1916, S. 491) festgestellt haben, ist der immerspaltende Pollen äußerlich zu 100 % gut ausgebildet. Auch die allerdings nicht sehr eingehende zytologische Untersuchung durch

[1]) Den Übergang eines Allelenpaares von der Heterozygotie zur Homozygotie bezeichnet Winkler als „Konversion", den Übergang eines Allelenpaares von der Homozygotie zur Heterozygotie als Mutation im engeren Sinne. Die „Konversion" stellt also den zur Mutation reziproken Vorgang dar.

Snow (1925) ergab keinerlei Unterschiede zwischen normalem und immerspaltendem Pollen. Die Frage eines Ausfalls von 50 % der Pollenkörner mußte daher durch Untersuchungen der Keimungs- und Befruchtungsfähigkeit entschieden werden.

Snow (1925) untersuchte die Pollenkeimung auf Rohrzuckeragar in je 10 Versuchen bei einer konstant-einfachen und bei einer immerspaltenden Familie der Sippe „cream". 3054 Körner des normalen Pollens keimten zu 8,4 % (σ = 4,20), 3508 Körner des immerspaltenden zu 5,5 % (σ = 2,54). Die Differenz beträgt 2,9, ihr mittlerer Fehler 1,55. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 1{,}87$; die Differenz ist also nicht gesichert.

Da die Keimungsprozente in vitro so außerordentlich niedrig waren, untersuchte Snow (1925) ferner die Pollenkeimung auf der Narbe. In je 7 Versuchen wurden abgeschnittene, in Wasser stehende Blüten mit normalem und mit immerspaltendem Pollen bestäubt. Nach Färbung mit Baumwollblau wurde die Zahl der nicht gekeimten und der gekeimten Pollenkörner festgestellt. Der Verfasser erläutert selbst eine Reihe von Fehlerquellen bei diesem Verfahren, worauf nicht näher eingegangen werden soll. Insgesamt keimten von 2027 normalen Pollenkörnern 31,1 % (σ = 16,26), von 1414 immerspaltenden 16,7 % (σ = 8,58). Die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten beträgt 14,4, ihr mittlerer Fehler 6,94. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 2{,}07$; die Differenz ist also nicht gesichert. Da aber auch in 6 von den 7 Doppelversuchen der normale Pollen höhere Keimungsprozente als der immerspaltende lieferte, hält es der Verfasser für sehr wahrscheinlich, daß die beobachtete Differenz wirklich auf einem Unterschied der Keimungsfähigkeit der beiden Pollensorten beruht.

Snow (1924, 1925) versuchte ferner durch abgezählte Bestäubungen die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens festzustellen. Kastrierte Blüten auf Freilandpflanzen wurden abwechselnd mit normalen und immerspaltendem Pollen bestäubt. Die Pollenkörner wurden mit Hilfe einer feinen Glasnadel auf die Narbe gebracht.

In der ersten Versuchsreihe (Snow 1924) wurden auf immerspaltenden Mutterpflanzen die seitlichen Narbenstellen[1]) bestäubt. Auf jede Narbe wurden 20—30 Pollenkörner gebracht. In allen Versuchen zusammen gaben 621 normale Pollenkörner auf 26 Fruchtknoten 49 Samen, 628 immerspaltende auf 27 Fruchtknoten 3 Samen. Der Mittelwert der Samenzahl pro Blüte betrug demnach 1,89 bzw. 0,11, es waren 7,9 % bzw. 0,5 % der Pollenkörner zur Befruchtung gelangt. Die höchste in einer Blüte erhaltene Samenzahl war 9. Die Differenz zwischen der Befruchtungsfähigkeit der beiden Pollensorten beträgt also weit mehr als 50 %. Der Verfasser hält es daher für möglich, daß die beobachtete, äußerst geringe Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens auf eine Besonderheit der beiden als Pollenlieferanten benutzten Individuen zurückzuführen ist.

[1]) Über den Bau der Narbe vgl. unten S. 432.

In der zweiten Versuchsreihe (Snow 1925) wurden die medianen Narbenstellen bestäubt. Auf jede Narbe wurden gewöhnlich über 100 Pollenkörner gebracht. Da die Ergebnisse noch schlechter als bei der 1. Versuchsreihe waren, wird angenommen, daß die Narbenseiten „empfänglicher" als der Narbengipfel sind. In allen Versuchen zusammen ergaben auf je 15 Blüten 1516 normale Pollenkörner 30 Samen, 1811 immerspaltende 21 Samen. Der Mittelwert der Samenzahl pro Blüte betrug demnach nur 2,0 bzw. 1,4, es waren 1,98 % bzw. 1,16 % Pollenkörner zur Befruchtung gelangt. Der Verfasser betont, daß sich daraus keine Schlüsse für die Frage der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens ziehen lassen.

Zusammenfassend läßt sich über die Versuche von Snow (1924, 1925) sagen, daß bei allen drei von ihm angewandten Methoden die Keimung des immerspaltenden Pollens geringer als die des normalen war. Den Versuchen ist aber keine Beweiskraft zuzusprechen, da die erhaltenen Keimungsprozente außerordentlich niedrig und die erhaltenen Differenzen statistisch nicht gesichert sind.

Waddington (1929) hat daher die Pollenkeimung in vitro mit besserer Methodik erneut untersucht. Er benutzte ebenfalls Rohrzuckeragar, auf dem er nach Zusatz einiger Tropfen einer Hefeabkochung wesentlich bessere Ergebnisse als Snow erhielt. Der Keimungsprozentsatz war aber in den einzelnen Kulturen sehr verschieden hoch. Regelmäßig platzte ein größerer Prozentsatz der Pollenkörner. Um diese unkontrollierbaren Schwankungen der Kulturbedingungen als Fehlerquelle möglichst auszuschalten, wurden die beiden Pollensorten meistens in der gleichen Schale ausgesät. Als gekeimt wurden auch solche Körner betrachtet, die nur ein kleines „Bläschen" („knob") getrieben hatten, jedoch nicht die geplatzten.

Es wurde die Pollenkeimung in 18 Versuchen bei 8 konstant-einfachen „races"[1]) und in 17 Versuchen bei 6 immerspaltenden „races"[1]) untersucht. Die Keimungsprozentsätze in den einzelnen Kulturen lagen beim immerspaltenden Pollen zwischen 1,5 % und 29 %, beim normalen dagegen zwischen 29 % und 76 %. Im Durchschnitt keimten 6857 Körner des normalen Pollens zu 44,2 ± 0,6 %[2]), 6625 Körner des immerspaltenden zu 18,65 ± 0,47 %[2]). Die Differenz ist 26,55, ihr wahrscheinlicher Fehler 0,76. Die Differenz ist also statistisch völlig gesichert. Die beobachtete mittlere Keimung des immerspaltenden Pollens ist um rund die Hälfte geringer als die des normalen. In keinem Versuche (selbst bei Einrechnung der geplatzten Körner) gab der immerspaltende Pollen mehr als 50 % Keimung. Waddington nimmt daher an, daß auch die potentielle Keimungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur 50 % beträgt und somit die Letalitätserklärung des *Matthiola*-Falles bewiesen ist. Dieser Auffassung haben sich in der Tat die Mehrzahl der Autoren angeschlossen (z. B. Frost nach mündlicher Mitteilung, Darlington 1932, S. 37/38). Nur Kappert (1932, S. 155) äußerte Zweifel an der Sicherheit des Beweises.

[1]) Die Sippenzugehörigkeit wird nicht angegeben.
[2]) Wahrscheinlicher Fehler.

Die Waddingtonschen Keimungsversuche zeigen nur, daß die Keimungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geringer als die des normalen ist. Der Ausfall einer 50 % umfassenden Klasse von Pollenkörnern bei den immerspaltenden Pflanzen ist keineswegs bewiesen worden. Bei der angewandten Kulturmethode waren ganz offensichtlich die optimalen Keimungsbedingungen nicht verwirklicht, so daß auch der normale Pollen durchschnittlich nur zu 44 % keimte. Es ist daher durchaus möglich, daß unter besseren Versuchsbedingungen, die eine vollständige Keimung des normalen Pollens erlaubten, der immerspaltende zu weit über 50 % keimfähig wäre. Wahrscheinlich würde sich allerdings zeigen, daß auch unter optimalen Bedingungen die Keimungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens im Verhältnis zum normalen geringer ist. Das könnte aber somatisch und nicht gonisch bedingt sein, d. h. s- und S′-Pollenkörner gleichmäßig treffen. Die Annahme einer somatischen Pollensterilität ist nicht unwahrscheinlich, da die immerspaltenden Pflanzen im ganzen schwächlicher als die normalen sind (vgl. unten). Wir können abschließend feststellen, daß auch die Waddingtonschen Untersuchungen die Letalitätserklärung zwar wahrscheinlich gemacht, aber durchaus nicht bewiesen haben.

IV. Spezielle Genetik der immerspaltenden Pflanzen

Nach der Diskussion des Grundproblems müssen nun noch weitere genetische Besonderheiten der immerspaltenden Pflanzen besprochen werden, deren Kenntnis für die richtige Anstellung und Ausdeutung von befruchtungsphysiologischen Untersuchungen unerläßlich ist. Es soll ferner gezeigt werden, daß auch diese von Winkler nicht behandelten Befunde[1]) von der Konversionserklärung befriedigend gedeutet werden können.

Oben wurde gesagt, daß die immerspaltenden Pflanzen im Verhältnis 1 : 1 in einfache und gefüllte Pflanzen spalten. Das ist aber nur annähernd richtig. Saunders (1911) fand bei allen kultivierten Sippen stets einen statistisch sichergestellten Überschuß an gefüllten Pflanzen. Bei 100prozentiger Samenkeimung und bei Aufzucht und Auszählung aller Sämlinge einer Samenprobe wurden 53—54 % gefüllte Pflanzen erhalten. Dieses Zahlenverhältnis von etwa 47 : 53 veranlaßte ja Saunders bekanntlich zu der Annahme von zwei partiell gekoppelten Faktoren für die Füllung.

Die Letalitätserklärung führt den, auch von allen späteren Untersuchern beobachteten, geringen Überschuß an gefüllten Pflanzen darauf zurück, daß der Faktor S′ nicht nur vollständig letal im Pollen wirkt, sondern auch im geringen Maße eine letale oder subletale Wirkung im weiblichen Geschlecht hat. Unter den befruchtungsfähigen Eizellen sollen etwas mehr s- als S′-Eizellen vorhanden sein (Frost 1915). Ein Ausfall von Eizellen ist aber noch nicht mit Sicherheit nachgewiesen worden. Saunders (1916, S. 495) betont, daß auch „the usual

[1]) Das Vorkommen von „Ausnahme-Individuen“ in der Nachkommenschaft immerspaltender Pflanzen wurde erst nach Erscheinen des Winklerschen Buches bekannt.

excess of doubles is obtained in cases where every ovule is fertilized and every resulting seed germinates". Kvasnikov (1929) fand dagegen bei immerspaltenden Individuen eine wesentlich höhere Samensterilität als bei normalen. Auch Anzeichen für einen Ausfall von weiblichen Gonen sind bisher nicht gefunden worden (Philp und Huskins 1931).

Nach der Konversionserklärung läßt sich der Überschuß an gefüllten Pflanzen darauf zurückführen, daß nicht nur in allen Pollenkörnern, sondern auch in einem geringen Prozentsatz der Eizellen eine Mutation („Konversion") des Faktors S′ in s stattfindet. Bei dieser Annahme ist also kein Ausfall von weiblichen Gonen bzw. Eizellen zu erwarten. Die Konversionserklärung stimmt in diesem Punkt mit dem Stande der befruchtungsphysiologischen Untersuchung besser überein als die Letalitätserklärung.

Sehr oft erhält man in der Nachkommenschaft von immerspaltenden Pflanzen einen weit größeren Überschuß an gefüllten Pflanzen, als es das „primäre" Zahlenverhältnis 47 : 53 zuläßt. Nobbe (1888) und Saunders (1915) haben nachgewiesen, daß dieser sekundäre Überschuß auf der rascheren Keimung und der schnelleren Entwicklung der gefüllten Pflanzen beruht. Der hohe Prozentsatz von gefüllten Pflanzen kommt durch Auslese der kräftigen Sämlinge beim Pikieren bzw. Auspflanzen zustande. Weiterhin (Frost 1915, Kvasnikov 1929) hat sich gezeigt, daß die immerspaltenden Pflanzen in ihrer Vitalität nicht nur den gefüllten, sondern ebenso auch den normalen einfachen Pflanzen unterlegen sind. Die schwächlichere Entwicklung der immerspaltenden Pflanzen zeigt sich z. B. im späteren Blühen und nach Kvasnikov in der geringeren Verzweigung und in der kleineren Zahl der gebildeten Blüten.

Es ist das Verdienst von Kappert (1934, S. 80), ein exaktes Kriterium für die geringere Wüchsigkeit der immerspaltenden Pflanzen gefunden zu haben. Er stellte fest, daß innerhalb einer Sippe die normalen Pflanzen stets erheblich längere Schoten als die immerspaltenden haben. Man kann vermuten, daß die Schotenlänge von einer Reihe polymerer Faktoren abhängig ist, da es bei den verschiedenen Sippen alle Übergänge von kurzen bis zu sehr langen Schoten gibt. Der durch die Gene für Schotenlänge bei normalen Pflanzen bedingte Wert wird offenbar bei immerspaltenden der gleichen Sippe um einen gewissen Betrag herabgesetzt.

Die geringere Wüchsigkeit der immerspaltenden Pflanzen muß auf einer subletalen, zygotischen Wirkung des Faktors S′ beruhen (Frost 1915). Diese Annahme fügt sich ungezwungen in den Rahmen der Letalitätserklärung ein, stellt aber im Rahmen der Konversionserklärung eine besondere, mit dem sonstigen Verhalten nicht in Zusammenhang stehende Eigentümlichkeit des Faktors S′ dar.

Nachdem diese weiteren Besonderheiten der immerspaltenden Pflanzen besprochen worden sind, sollen die speziellen genetischen Formulierungen der beiden Erklärungsversuche gegenübergestellt werden. Die Konversionserklärung nimmt drei multiple Allele an: s, S, S′. Der Faktor S′ ist dadurch ausgezeichnet,

daß er (im Pollen zu 100 %, in den Eizellen zu einem sehr geringen Prozentsatz) in s mutiert („konvertiert") und einen subletalen, zygotischen Effekt ausübt. Die Letalitätserklärung nimmt formal ebenfalls 3 multiple Allele an. Der Faktor S′ wirkt gonisch letal (auf alle Pollenkörner sowie auf einen sehr geringen Prozentsatz der Eizellen) und zygotisch subletal. Es bleibt aber offen, ob der Faktor S′ selbst letal wirkt oder absolut mit einem Letalfaktor gekoppelt ist. Mit dieser Frage haben sich in den letzten Jahren zytologische und genetische Untersuchungen beschäftigt.

Die Arbeit von Philp und Huskins (1931) geht von rein zytologischen Daten aus. Diese Autoren glauben für ein bestimmtes, morphologisch erkennbares Chromosomenpaar („A-Chromosomen") durch Untersuchung einer trisomen Form den Nachweis erbracht zu haben, daß es den Faktor für Blütenfüllung enthält. Bei normalen und gefüllten Pflanzen hat jedes der beiden A-Chromosomen einen Trabanten. Bei den immerspaltenden Pflanzen soll das A-Chromosomenpaar heteromorph in bezug auf die Trabanten sein: das eine A-Chromosom ist mit einem Trabanten versehen, das andere hat dagegen keinen Trabanten. Auf Grund dieser Beobachtung wird von den Autoren angenommen, daß die letale Wirkung des Faktors S′ auf einer absoluten oder sehr engen Koppelung des Faktors S mit dem „Fehlen des Trabanten" beruht. Das Fehlen des Trabanten sei als „Chromosomenverlust" („deficiency") aufzufassen und bedinge das Zugrundegehen der davon betroffenen Pollenkörner.

Durch diesen zytologischen Befund hätte die Letalitätserklärung des *Matthiola*-Falles eine starke Stütze erhalten. Nachuntersuchungen zeigten aber (Kuhn 1934, 1937b), daß die Beobachtung nicht richtig ist: auch die immerspaltenden Pflanzen haben 2 Trabanten. Zu demselben Ergebnis ist inzwischen auch Westergård (1936), ohne Kenntnis meiner vorläufigen Mitteilung, gekommen.

Zu der Annahme einer Koppelung des Füllungsfaktors mit einem Letalfaktor haben aber auch genetische Untersuchungen geführt. Kvasnikov (1929), Kappert (1932) und Winge (1932) fanden unter den Nachkommen von immerspaltenden Pflanzen bei vielen Sippen einen geringen Prozentsatz von 3 : 1 spaltenden (Kvasnikov, Kappert, Winge) und von konstant einfachen (Kvasnikov, Kappert) Pflanzen. Das Auftreten dieser „Ausnahme-Individuen" läßt sich aber nicht nur durch Faktorenaustausch zwischen dem Blütenfüllungsfaktor S und einem Letalfaktor, sondern auch durch echte Mutation (Rückmutation, nicht „Konversion") des Faktors s[1]) in S erklären. Winge diskutiert nur die erste Möglichkeit und sieht darin eine Bestätigung der Letalitätshypothese. Sicherlich hat die Erklärung durch Faktorenaustausch die größere Wahrscheinlichkeit für sich. Solange aber die Existenz eines besonderen Letalfaktors nicht bewiesen ist, können die Ausnahme-

[1]) Eine Mutation des Faktors S′ in S (Kappert 1932) führt natürlich zu dem gleichen Ergebnis. Diese Annahme ist aber weniger wahrscheinlich, weil für den gleichen Faktor das Vorkommen zweier verschiedener Vorgänge angenommen werden muß: eine regelmäßige „Konversion" S′ → S und eine seltene Mutation S′→S (Kappert 1935).

Individuen auch im Rahmen der Konversionserklärung gedeutet werden.

Bei Annahme einer selten stattfindenden Rückmutation des Faktors s in S können in der Nachkommenschaft von immerspaltenden Pflanzen durch Befruchtung zwischen nicht mutierten (s- und S′-Eizellen, s-Spermakerne) und mutierten (S-Eizellen und S-Spermakerne) Gameten die Ausnahme-Typen Ss (3 : 1 spaltend) und SS′ (konstant einfach) entstehen. Von der gegenseitigen Befruchtung zweier mutierter Keimzellen sei hier, als zu selten vorkommend, abgesehen. Da der Faktor S′ bzw. der mit S sehr eng gekoppelte Letalfaktor zygotisch subletal wirkt, müssen die Ausnahme-Typen auch durch ihre Vitalität bzw. Schotenlänge charakterisiert sein (Kappert 1934, S. 97). Der 3 : 1 spaltende Typ Ss muß langschotig sein. Der konstant einfache Typ S′S muß sich vom normalen, konstant einfachen durch seine Kurzschotigkeit unterscheiden. Er spaltet in der F_1 im Verhältnis von etwa 1 : 1 in SS (langschotig) und SS′ (kurzschotig) auf (Kappert unveröffentlicht, vgl. auch die Nachkommenschaft der Pflanze 23 FG, S. 402). Wegen dieser 1 : 1 Spaltung können wir also auch die „Ausnahme-Individuen" S′S als „immerspaltend" bezeichnen, es liegt offenbar das gleiche Problem wie bei den S′s-Pflanzen vor. Man wird annehmen können, daß die Eizellen sowohl den Faktor S als auch den Faktor S′, die Pollenkörner aber nur den Faktor S übertragen. Das ist nach der Letalitätserklärung zu erwarten, da ja nach ihrer Annahme die S′-Pollenkörner nicht befruchtungsfähig sind. Die Konversionserklärung muß dagegen annehmen, daß hier der Faktor S′ im Pollen regelmäßig und zu 100 % in das Allel S mutiert („konvertiert"). Das ist keine besondere Hilfsannahme, sondern folgt aus dem Wesen der Konversionsvorstellung. Während der Faktor S′ bei S′s-Individuen in s konvertiert, muß er bei S′S-Individuen in S konvertieren, da Konversion den Übergang eines Allelenpaares von der Heterozygotie zur Homozygotie bedeutet.

Wenn Faktorenaustausch zwischen dem Faktor für einfache Blüten und einem Letalfaktor stattfindet, sind nicht mehr 3 multiple Allele (s, S, S′) sondern zwei stark gekoppelte Faktorenpaare (S für einfach, s für gefüllt; V für Vitalität, v für Letalität des Pollens) anzunehmen (Winge). Normale Pflanzen haben dann die Formel $\frac{SV}{SV}$ (konstant einfach) oder $\frac{SV}{sV}$ (3 : 1 spaltend), immerspaltende die Formel $\frac{Sv}{sV}$. Als Folge eines Faktorenaustausches bei immerspaltenden Pflanzen können 3 Typen von Ausnahme-Pflanzen entstehen, da aller Wahrscheinlichkeit nach, bei der Bildung einer Zygote nur jeweils ein Austausch-Gamet beteiligt sein wird. Die zu erwartenden Ausnahme-Typen haben folgende Formeln: (1) $\frac{sv}{sV}$, (2) $\frac{Sv}{SV}$, (3) $\frac{sV}{SV}$. Der 1. Typ $\frac{sv}{sV}$ ist gefüllt und wegen der Sterilität nicht weiter analysierbar. Der 2. Typ $\frac{Sv}{SV}$ entspricht den S′S-, der 3. Typ $\frac{sV}{SV}$ den Ss-Pflanzen nach der Erklärung durch Mutation.

V. Schluß

Die in der Einleitung aufgestellte These, die Lösung des *Matthiola*-Problems sei noch offen, ist durch die Darstellung der heutigen Problemlage eingehend begründet worden. Das Grundproblem (Kap. II) und alle weiteren Besonderheiten (Kap. IV) der immerspaltenden Pflanzen lassen sich sowohl im Rahmen der Letalitäts- als auch der Konversionserklärung verstehen. Die bisherigen experimentellen Untersuchungen konnten eine selektive Pollensterilität nicht mit Sicherheit nachweisen (Kap. III). Nur durch neue Untersuchungen kann eine Entscheidung zwischen beiden Annahmen erbracht werden.

C. Eigene Untersuchungen

I. Fragestellung

Unsere Untersuchungen beziehen sich, wie die von Snow (1924, 1925) und Waddington (1929), auf das Grundproblem der immerspaltenden Pflanzen. Die Fragestellung soll unter Berücksichtigung der neuen, speziellen genetischen Ergebnisse noch einmal kurz dargelegt werden. Bei Zutreffen der Letalitätserklärung muß eine selektive, gonische Sterilität nachgewiesen werden: es müssen also 50 % der Pollenkörner, d. h. diejenigen mit dem Faktor S′, ausgeschaltet werden. Bei Zutreffen der Konversionserklärung ist eigentlich eine 100prozentige Tauglichkeit des Pollens zu erwarten. Da aber der Faktor S′ eine subletale Wirkung auf die Diplonten ausübt, könnte auch bei Zutreffen der Konversionserklärung eine somatisch bedingte Pollensterilität vorkommen.

Der Pollen von normalen und immerspaltenden Pflanzen muß vergleichend geprüft werden. „Normal" nannten wir Pflanzen von der Konstitution SS (konstant einfach) oder Ss (3 : 1 spaltend). Diese sind langschotig. „Immerspaltend" heißen Individuen von der Konstitution S′s (1 : 1 spaltend, kurzschotig). Die durch Faktorenaustausch bzw. Mutation entstandenen, konstant einfachen, aber kurzschotigen Pflanzen von der Konstitution S′S können wir jedoch ebenfalls als „immerspaltend" bezeichnen. Bei ihnen liegt das gleiche Grundproblem wie bei den S′s-Individuen vor (vgl. oben). Es wurde jedoch nur 1 S′S-Pflanze in die Untersuchung einbezogen (s. unten S. 418). Im allgemeinen werden daher im folgenden unter immerspaltenden Pflanzen nur S′s-Individuen verstanden, die im Verhältnis 1 Einfach : 1 Gefüllt aufspalten.

Wegen der Möglichkeit des Auftretens von normalen „Ausnahme-Individuen" in der Nachkommenschaft von immerspaltenden Pflanzen muß bei den zu prüfenden Familien bzw. Individuen das züchterische Verhalten genau untersucht werden (Abschnitt II). Es wurde zunächst die Morphologie und Zytologie (Abschnitt III), dann die Keimungsfähigkeit in vitro (Abschnitt IV) und zuletzt die Befruchtungsfähigkeit (Abschnitt V) des Pollens untersucht.

II. Züchterische Analyse des untersuchten Materials

1. Allgemeines

Für die Pollenuntersuchungen wurde eine große Zahl von Familien aus verschiedenen Sippen aufgezogen und züchterisch geprüft. Ausgegangen wurde von Samen, die ich von Frl. E. R. Saunders (Cambridge) und von Herrn Professor Kappert (Berlin-Dahlem) erhielt. Für die Überlassung des Saatgutes möchte ich auch an dieser Stelle den Genannten meinen herzlichsten Dank sagen.

Die Spaltung einer Familie nach der Blütenfüllung gibt wegen der Möglichkeit des Auftretens von „Ausnahme-Individuen" nicht in jedem Falle mit Sicherheit Aufschluß darüber, ob die Geschwisterpflanzen normal oder immerspaltend sind. Das geht aus der folgenden Übersicht hervor:

a) 3 : 1 spaltende Familien müssen von Ss-Mutterpflanzen abstammen. Die Geschwisterpflanzen haben entweder die Konstitution Ss oder SS, aber alle müssen normal (langschotig) sein.

b) konstant einfache Familien können sowohl von SS- als auch von SS′-Mutterpflanzen abstammen. Im ersten Falle sind alle Geschwisterpflanzen normal (langschotig), im zweiten Falle besteht die Nachkommenschaft zur Hälfte aus immerspaltenden (kurzschotigen) und zur Hälfte aus normalen (langschotigen) Individuen.

c) 1 : 1 spaltende Familien müssen von S′s-Mutterpflanzen abstammen. Es brauchen aber nicht alle Geschwisterpflanzen die Konstitution S′s (immerspaltend, kurzschotig) zu haben. Es können auch einige Ausnahme-Individuen von der Konstitution SS′ („immerspaltend", kurzschotig) oder von der Konstitution Ss (normal, langschotig) vorhanden sein.

Für alle Familien bzw. Individuen muß also durch Untersuchung der Schotenlänge und evtl. durch Aufzucht der Nachkommenschaft sichergestellt werden, ob sie normal oder immerspaltend sind. Zur Feststellung des charakteristischen Durchschnittswertes der Schotenlänge eines Individuums genügt es im allgemeinen, einige wenige typische Schoten zu messen. Auf Grund dieser Messungen wurde der Mittelwert geschätzt. Innerhalb jeder Sippe haben normale Pflanzen stets längere Schoten als immerspaltende (vgl. S. 394). Die Unterschiede sind im allgemeinen so scharf ausgeprägt, daß sich auf Grund der Schotenlänge mit Sicherheit feststellen läßt, ob eine Pflanze normal oder immerspaltend ist[1]). Selbstverständlich müssen die zu vergleichenden Individuen unter möglichst gleichen Bedingungen kultiviert werden, da die Schotenlänge bei aus äußeren Gründen kümmerlich entwickelten Pflanzen „phänotypisch" kürzer als gewöhnlich sein kann.

Im folgenden sollen die züchterischen Daten über die Versuchspflanzen[2]) mitgeteilt werden. Es werden zunächst allgemeine Angaben über die Sippen

[1]) Vielleicht wurde in meinen Kulturen in einem Falle eine Ausnahme (langschotige Pflanze von der Konstitution S′s) beobachtet (siehe S. 405).

[2]) Die Familien werden mit arabischen Zahlen, die Individuen mit Buchstaben bezeichnet. Bei im Freiland aufgezogenen Pflanzen wird vor die Buchstabenbezeichnung ein F gesetzt.

und die Familien (Abstammung, Samenkeimung, Spaltung nach der Blütenfüllung[1]), Schotenlänge) gemacht. Dann folgen unter Bezugnahme auf die Versuchsergebnisse Angaben über einzelne Individuen (Schotenlänge, Nachkommenschaft). Die Schilderung des untersuchten Materials erfolgt am besten getrennt nach dem hauptsächlichsten Verwendungszweck (Pollenkeimung bzw. abgezählte Bestäubungen).

Zur Aufzucht von F_1-Nachkommenschaften konnten wegen der ziemlich strengen Autogamie bei *Matthiola* nach freiem Abblühen geerntete Samen verwendet werden. Bei den im insektensicheren Gewächshaus kultivierten Topfpflanzen sind sicherlich alle Samen durch Selbstbestäubung entstanden. Aber auch bei den im Freiland stehenden Pflanzen findet nach den Untersuchungen von Kappert (1932, S. 152) und eigenen Beobachtungen vorwiegend Selbstbestäubung statt, jedoch ist hier Fremdbefruchtung nicht ganz ausgeschlossen.

2. Die 1932 für die Pollenkeimung benutzten Versuchspflanzen

In diesem Abschnitt sollen diejenigen Sippen und Familien besprochen werden, bei denen 1932 Pollenkeimungsversuche ausgeführt wurden. Diese Versuchspflanzen sind alle im Frühjahr 1932 ausgesät und dann ins Freiland gepflanzt worden. Die Aufzucht von F_1-Familien zur Kontrolle der genetischen Konstitution erfolgte 1933 ebenfalls im Freiland.

I. Gelb blühende, kahle Sippe (Saunders)

Untersucht wurde nur eine konstant einfache Familie. Samen von Saunders: „5011, Ernte 1930, pure breeding, glabrous, cream". Aussaat unter Nr. 1 (Samenkeimung 87 %), Spaltung: 50S (∞ S). Die Pflanzen sind kräftig und blühen lange. Blüten gelblich. Durchschnittliche Schotenlänge bei allen Individuen: 9—11 cm.

Die Nachkommenschaft der Pflanze 1FB [Pollenkeimung 88 % (Tab. 8, Nr. 1); Schotenlänge 11 cm] wurde als Nr. **32** ausgesät (Samenkeimung 90 %). Spaltung: 42 S (∞ S).

II. Rot blühende, kahle Sippe (Saunders)

Untersucht wurde nur eine konstant einfache Familie. Samen von Saunders: „5032, Ernte 1930, pure breeding, glabrous, red." Aussaat unter Nr. 2 (Samenkeimung 99 %). Spaltung: 50 S (∞ S). Die Pflanzen sind sehr kräftig und blühen sehr reichlich und lange. Blüten rot. Durchschnittliche Schotenlänge bei allen Individuen: 6,5—7,5 cm.

Die Nachkommenschaft der Pflanze 2FB [Pollenkeimung 88 % (Tab. 8, Nr. 5); Schotenlänge 7 cm] wurde als Nr. **33** ausgesät (Samenkeimung 84 %). Spaltung: 39 S (∞ S).

[1]) formelmäßig: S = einfache Pflanzen, D = gefüllte Pflanzen. Dahinter wird in Klammern der Spaltungstyp: 1:1, 3:1 oder ∞ S (= konstant einfach) gesetzt.

III. Rosa blühende, kahle Sippe (Saunders)

Untersucht wurde nur eine immerspaltende Familie. Samen von Saunders: „50710, Ernte 1930, eversporting, glabrous, flesh". Aussaat unter Nr. 4 (Samenkeimung 97 %). Spaltung: 55 S : 44 D (1 : 1). Die Pflanzen sind schwächlich. Blüten rosa. Durchschnittliche Schotenlänge bei allen Individuen: 5,5—6,0 cm.

Die Nachkommenschaft der Pflanze 4 FA [Pollenkeimung 54 % (Tab. 9, Nr. 1); Schotenlänge 5,5—6,0 cm] wurde als Nr. **37** ausgesät (Samenkeimung 88 %). Spaltung: 59 S : 65 D (1 : 1).

Die Nachkommenschaft der Pflanze 4 FF [Pollenkeimung 64 % (Tab. 9, Nr. 4); Schotenlänge 5,5 cm] wurde als Nr. **38** ausgesät (Samenkeimung 88 %). Spaltung: 68 S : 59 D (1 : 1). Pflanzen im Durchschnitt kräftiger als Familie **37**.

IV. Gelb und weiß blühende, kahle Sippe (Saunders)

Untersucht wurde nur eine immerspaltende Familie. Samen von Saunders: „50410, Ernte 1930, eversporting, glabrous, Sulphur white." Aussaat unter Nr. **3** (Samenkeimung 97 %). Spaltung: 51 S : 44 D (1 : 1). Die Pflanzen sind schwächlich. Einfache blühen rein weiß, Gefüllte schwefelgelb. (Die Gelbfärbung ist durch die Plastiden bedingt. Weiß dominiert über gelb. Der Faktor w für gelb ist mit dem Faktor s für gefüllte Blüten sehr fest gekoppelt. Saunders 1911). Die Kronblätter der einfachen Pflanzen sind etwas kleiner als bei der gelben Sippe I. Antheren und Pollenkörner sind weiß. Durchschnittliche Schotenlänge bei allen Individuen: 4—5 cm.

Die Nachkommenschaft der Pflanze 3 FA [Pollenkeimung 51 % (Tab. 9, Nr. 6); Schotenlänge 4,5 cm] wurde als Nr. **35** ausgesät (Samenkeimung 73 %). Spaltung: 47 S : 59 D (1 : 1).

Die Nachkommenschaft der Pflanze 3 FC [Pollenkeimung 75 % (Tab. 9, Nr. 8); Schotenlänge 4,5 cm] wurde als Nr. **36** ausgesät (Samenkeimung 75 %). Spaltung: 38 S : 34 D (1 : 1).

V. Gelb und weiß blühende, kahle Sippe (Kappert)

Unter den Nachkommenschaften einer 1 : 1 spaltenden „schwefelgelben, großblumigen Sommerlevkoje mit Lackblatt" Sorte 82 wurden von Kappert (1932) auch einige konstant einfache und 3 : 1 spaltende Familien gefunden. Von dieser Sippe konnten also normale und immerspaltende Familien untersucht werden, die von Geschwisterpflanzen abstammen und daher weitgehend dieselbe genetische Konstitution haben müssen.

Diese Sippe ist im ganzen sehr ähnlich der von Saunders erhaltenen Sippe IV. Die Einfachen blühen rein weiß, die Gefüllten schwefelgelb. Die Pflanzen sind ebenfalls unbehaart, aber wesentlich kräftiger und blühen reichlicher. Antheren und Pollen sind gelb. Es wurde je eine normale und immerspaltende Familie untersucht.

a) Normale Familien

Die durchschnittliche Schotenlänge bei normalen Pflanzen beträgt 8,0—10,0 (meist 8,5—9,0) cm.

Familie 13. Die Nachkommenschaft der Pflanze 82,3 C_{13} aus der 3 : 1 spaltenden Familie 82,3 C (vgl. Kappert 1932, S. 152; Ernte 1931) wurde unter Nr. **13** ausgesät (Samenkeimung 94 %). Spaltung: 72 S : 20 D (3 : 1).

b) Immerspaltende Familien

Die durchschnittliche Schotenlänge bei immerspaltenden Individuen beträgt 6,0—7,0 (meist 6,5) cm.

Familie 14. Die Nachkommenschaft der Pflanze 82,1 D_1 aus der 1 : 1 spaltenden Familie 82,1 D (vgl. Kappert 1932, S. 152; Ernte 1931) wurde unter Nr. **14** ausgesät (Samenkeimung 80 %). Spaltung: 36 S : 49 D im Freiland (1 : 1). (Über Aufzucht in Töpfen vgl. S. 406.)

VI. Violett blühende, behaarte Sippe (Kappert)

Unter den Nachkommenschaften einer „schlecht gefüllten" (31,3 %), dunkelvioletten großblumigen Sommerlevkoje „Riesenbaum Nr. 92" wurden von Kappert (1932) konstant einfache, 3 : 1 spaltende und 1 : 1 spaltende Familien gefunden. Es ist also auch in dieser Sippe möglich, sehr nahe miteinander verwandte, normale und immerspaltende Familien zu untersuchen.

Die Sippe ist nicht sehr kräftig, vor allem anfällig für Pilzkrankheiten. Blüten violett, Pflanzen stark behaart. Es wurden 2 normale und 1 immerspaltende aus eigenen Kulturen, sowie mehrere normale und immerspaltende Familien aus den Kulturen von Professor Kappert untersucht.

a) Normale Familien (eigene Kulturen)

Die durchschnittliche Schotenlänge bei normalen Pflanzen beträgt 4,0—5,0 cm (meist 4,5 cm).

Familie 19. Die Nachkommenschaft der Pflanze 92,2 K_2 aus der 3 : 1 spaltenden Familie 92,2 K (vgl. Kappert 1932, S. 151; Ernte 1931) wurde unter Nr. **19** ausgesät (Samenkeimung 56 %). Spaltung: 20 S : 4 D (3 : 1).

Die Nachkommenschaft der Pflanze 19 FD [Pollenkeimung 89 % (Tab. 8, Nr. 11); Schotenlänge 5 cm] wurde als Nr. **24** ausgesät (Samenkeimung 99 %). Spaltung: 98 S : 30 D im Freiland (3 : 1). (Über Aufzucht in Töpfen vgl. S. 403.)

Familie 21. Die Nachkommenschaft der Pflanze 92,2 K_6 aus der 3 : 1 spaltenden Familie 92,2 K (vgl. Kappert 1932, S. 151; Ernte 1931) wurde unter Nr. **21** ausgesät. (Samenkeimung 97 %.) Spaltung: 63 S : 24 D (3 : 1).

b) Immerspaltende Familien (eigene Kulturen)

Die durchschnittliche Schotenlänge bei immerspaltenden Individuen beträgt 3,0—4,0 cm (meist 3,5—3,8 cm).

Familie 23. Die Nachkommenschaft der Pflanze 92,2 AA aus der 1 : 1 spaltenden Familie 92,2 (vgl. Kappert 1932, S. 150; Ernte 1931) wurde unter

Nr. 23 ausgesät. (Samenkeimung 76 %.) Spaltung: 32 S : 32 D im Freiland (1 : 1). (Über Aufzucht in Töpfen vgl. S. 404.)

Von 5 kurzschotigen und 2 langschotigen Versuchspflanzen wurden Nachkommenschaften aufgezogen (Tab. 1).

Tabelle 1

Nachkommenschaften (Aussaat 1933) von kurz- und langschotigen Freilandpflanzen der 1 : 1 spaltenden Familie 23

Lfde. Nr.	Pflanze	Pollenkeimung %	Schotenlänge (cm)	Aussaat Nr.	Aussaat Samenkeimung %	Spaltung Einfach	Spaltung Gefüllt	Spaltung Typus
1	23 FG	etwa 40 (Tab. 11, Nr. 1)	„kurz“ (3,0)	29	22	66	—	∞ S
2	23 FE	43 („ 9, „ 14)	„ (3,5)	27	88	54	76	1:1
3	23 FB	70 („ 9, „ 12)	„ (3,5)	25	67	28	70	„
4	23 FF	67 („ 9, „ 15)	„ (3,8)	28	80	46	72	„
5	23 FI	etwa 80—90 („ 11, „ 2)	„ (4,0)	31	68	42	60	„
6	23 FD	92 („ 8, „ 12)	„lang“ (5,0)	26	99	116	32	3:1
7	23 FH	etwa 80—90 („ 10, „ 3)	„ (5,0)	30	84	91	34	„

4 kurzschotige Pflanzen gaben 1 : 1 spaltende Nachkommenschaften und hatten demnach die Konstitution S′s. Die kurzschotige Pflanze 23 FG lieferte dagegen eine konstant einfache Nachkommenschaft und war demnach ein „Ausnahme-Individuum“ von der Konstitution S′S. 43 F_1-Pflanzen hatten eine Schotenlänge von 4,0—5,0 cm, 5 von 3,5—4,0 cm und 18 von 3,0—3,5 cm. Es sind also 43 langschotige SS- und 23 kurzschotige S′S-Individuen entstanden (vgl. S. 396). Es liegt offenbar eine 1 : 1 Spaltung vor. Der Überschuß an langschotigen Pflanzen entspricht dem Überschuß an Gefüllten in Familien, die in 1 Einfach : 1 Gefüllt spalten, und beruht auf der zygotisch subletalen Wirkung des Faktors S′. — Die beiden langschotigen Pflanzen gaben 3 : 1 spaltende Nachkommenschaften und waren daher normale „Ausnahme-Individuen“ von der Konstitution Ss.

c) Familien aus den Kulturen von Kappert

Außer bei den selbstaufgezogenen Familien 19 und 21 (3 : 1) und 23 (1 : 1) wurde die Pollenkeimung auch noch bei einer Reihe der von Professor Kappert im Institut für Vererbungsforschung in Berlin-Dahlem angebauten Nummern untersucht[1]). Tabelle 2 gibt eine Übersicht über diese Familien mit der eigenen Bezeichnung (römische Zahlen), sowie der Herkunft und Spaltung nach Kappert.

[1]) Herrn Professor Kappert danke ich auch an dieser Stelle für die große Liebenswürdigkeit, mit der er mir die Pollenentnahme bei seinen Versuchspflanzen erlaubte und die Spaltungszahlen mitteilte.

Tabelle 2

Spaltung von Familien der violetten Sippe aus den Kulturen von Kappert. 1932.

Bezeichnung	Herkunft	Spaltung		
		Einfach	Gefüllt	Typus
I	92,2 AO	79	151	1:1
II	92,2 AQ	83	120	„
III	92,2 AX	82	117	„
IV	92,2 BD	104	127	„
V	92,2 BE	91	152	„
VI	92,24 K	58	90	„
VII	92,2 AK	191	72	3:1
VIII	92,2 BO	166	52	„
IX	92,2 BS	170	91	„

3. Die 1933 und 1934 hauptsächlich für abgezählte Bestäubungen benutzten Versuchspflanzen (Topfkulturen)

In diesem Abschnitt sollen diejenigen Familien aus den Sippen VI „violett" (vgl. S. 401) und V „gelb und weiß Kappert" (vgl. S. 400) besprochen werden, bei denen 1933 und 1934 hauptsächlich abgezählte Bestäubungen und nur wenige Pollenkeimungsversuche ausgeführt wurden. Die Versuchspflanzen 1933 und 1934 wurden im Gewächshaus in Töpfen kultiviert. Die Aussaat erfolgte jeweils in mehreren Etappen. Die Keimlinge wurden zunächst in Kisten pikiert, dann in kleine und später in große Töpfe (oberer lichter Durchmesser: 9 bzw. 14 cm) gepflanzt. Die Anzucht erfolgte bis zum Blühen im Mistbeetkasten. Nur die Versuchspflanzen für die I. Bestäubungsserie wurden von Anfang an im Gewächshaus kultiviert.

A. Violette Sippe

a) Normale Familien

Familie 24. Die 3 : 1 spaltende Familie 24 wurde 1933 außer im Freiland (vgl. S. 401) auch in 3 Portionen für Topfkulturen ausgesät. (Samenkeimung zusammen 100 %.) Spaltung zusammen: 54 S : 10 D (3 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren langschotig. Von 8 langschotigen Individuen (teils Freilandpflanzen, teils Topfpflanzen bzw. Versuchspflanzen für abgezählte Bestäubungen) wurden Nachkommenschaften 1934 im Freiland aufgezogen (Tab. 3). 6 spalteten im Verhältnis 3 : 1, 2 gaben nur Einfache. Sämtliche einfachen Pflanzen waren wieder langschotig.

Familie 63. Die Nachkommenschaft der Pflanze 24 P (Schotenlänge: 4,5 cm) wurde 1934 unter Nr. 63 außer im Freiland (siehe Tab. 3, Nr. 3) auch in 3 Portionen für Topfkultur ausgesät (Samenkeimung zusammen 100 %). Spaltung zusammen: 67 S : 21 D (3 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren langschotig.

Tabelle 3

Nachkommenschaften (Aussaat 1934) von langschotigen Topf- und Freilandpflanzen der 3 : 1 spaltenden Familie 24

Lfde. Nr.	Pflanze	Versuchszweck	Schotenlänge cm	Aussaat		Spaltung		
				Nr.	Samenkeimung %	Einfach	Gefüllt	Typus
1	24 FF	—	4,4	61	90	35	8	3:1
2	24 FG	—	4,5	62	94	30	14	„
3	24 P	Mutterpflanze, I. Serie	4,5	63	100	35	12	„
4	24 T	—	4,5	64	100	36	13	„
5	24 FD	—	4,2	65	98	38	11	„
6	24 FH	—	4,2	66	98	35	13	„
7	24 E	Mutterpflanze u. Pollenlieferant, I. Serie	4,0	67	100	50	—	∞ S
8	24 H	desgl., „	4,2	68	98	48	—	„

b) Immerspaltende Familien

Familie 23. Die 1 : 1 spaltende Familie 23 (vgl. S. 401) wurde 1933 in 2 Portionen für Topfkultur ausgesät (Samenkeimung zusammen 77 %). Spaltung zusammen: 25 S : 36 D (1 : 1). Von 20 einfachen Pflanzen waren 17 kurzschotig (3,0—4,0 cm) und 3 langschotig (4,0—5,0 cm).

Von 4 kurzschotigen und 3 langschotigen Individuen (meist Versuchspflanzen für abgezählte Bestäubungen) wurden Nachkommenschaften 1934 im Freiland aufgezogen (Tab. 4).

Tabelle 4

Nachkommenschaften (Aussaat 1934) von kurz- und langschotigen Topfpflanzen der 1 : 1 spaltenden Familie 23

Lfde. Nr.	Pflanze	Versuchszweck	Schotenlänge cm	Aussaat		Spaltung		
				Nr.	Samenkeimung %	Einfach	Gefüllt	Typus
1	23 AZ	Pollenlieferant, II. Serie	„kurz“ 4,0	50	99	48	51	1:1
2	23 BC	„ „ „	„ 3,9	51	99	45	53	„
3	23 AK	Mutterpflanze u. Pollenlieferant, I. Serie	„ 3,0	52	100	49	49	„
4	23 AN	desgl., „	„ 3,0	53	100	56	43	„
5	23 V	—	„lang“ 4,8	54	100	20	28	„
6	23 AD	Mutterpflanze u. Pollenlieferant, I. Serie	„ 4,8	55	100	38	12	3:1
7	23 AQ	Pollenlieferant, II. Serie	„ 5,0	56	100	37	12	„

Die 4 kurzschotigen gaben 1 : 1 spaltende Nachkommenschaften. Von den langschotigen Pflanzen gab eine (23 V), eine 1 : 1 spaltende, die beiden anderen 3 : 1 spaltende Nachkommenschaften. Alle kurzschotigen Pflanzen und auch die langschotige Pflanze 23 V[1]) hatten demnach die Konstitution S's, die langschotigen Pollenlieferanten 23 AD und 23 AQ waren aber normale „Ausnahme-Individuen" von der Konstitution Ss.

Familie 28. Die 1 : 1 spaltende Familie **28** (vgl. Tab. 1, Nr. 4) wurde 1933 auch in 1 Portion für Topfkultur ausgesät. (Samenkeimung 84 %.) Spaltung: 16 S : 25 D (1 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren kurzschotig.

Familie 31. Die 1 : 1 spaltende Familie **31** (vgl. Tab. 1, Nr. 5) wurde 1934 in 3 Portionen für Topfkulturen ausgesät. (Samenkeimung zusammen 81 %.) Spaltung zusammen: 68 S : 93 D (1 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren kurzschotig.

Von 14 kurzschotigen Individuen (Mutterpflanzen und Pollenlieferanten für abgezählte Bestäubungen) wurden Nachkommenschaften 1935 im Freiland aufgezogen, die alle im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (Tab. 5). Die einfachen Pflanzen waren wieder kurzschotig.

Tabelle 5

Nachkommenschaften (Aussaat 1935) von kurzschotigen Topfpflanzen der 1 : 1 spaltenden Familie **31**

Lfde. Nr.	Pflanze	Versuchszweck	Aussaat Nr.	Spaltung		
				Einfach	Gefüllt	Typus
1	31 BL	Mutterpflanze, VII. Serie	297	5	7	1 : 1
2	31 BU	„ , „	298	33	42	„
3	31 CU	„ , „	299	1	2	„
4	31 CO	„ , „	300	17	51	„
5	31 AI	Pollenlieferant, „	302	4	13	„
6	31 BA	„ , „	303	35	34	„
7	31 BM	„ , „	304	36	33	„
8	31 BS	„ , „	305	28	37	„
9	31 DD	Pollenlieferant, VIII. Serie	320	12	32	„
10	31 DE	„ , „	321	8	16	„
11	31 DF	Mutterpflanze, „	322	24	37	„
12	31 DH	„ , „	323	24	27	„
13	31 ER	„ , „	324	29	36	„
14	31 DN	„ , „	325	21	22	„

B. Gelb und weiße Sippe

a) Normale Familien

Familie 11. Die Nachkommenschaft der Pflanze 82,3 C_{10} aus der 3 : 1 spaltenden Familie 82,3 C (vgl. Kappert 1932, S. 152; Ernte 1931) wurde

[1]) Das ist der einzige in meinen Kulturen beobachtete Fall einer langschotigen Pflanze von der Konstitution S's. Bemerkenswert ist, daß die einfachen Pflanzen der 1 : 1 spaltenden Nachkommenschaft (Familie 54) kurzschotig waren. Vielleicht liegt eine Samenverwechslung vor (?).

1933 unter Nr. 11 in 3 Portionen für Topfkultur ausgesät. (Samenkeimung zusammen 99 %.) Spaltung: 50 S (∞ S). Alle Pflanzen waren langschotig.

Familie 48. Die Nachkommenschaft der Pflanze 11 C (Schotenlänge 9,5 cm) wurde 1934 unter Nr. 48 in 3 Portionen für Topfkultur ausgesät (Samenkeimung zusammen 97 %.) Spaltung zusammen: 116 S (∞ S). Alle Pflanzen waren langschotig.

Von 8 langschotigen Individuen (Mutterpflanzen für abgezählte Bestäubungen) wurden Nachkommenschaften 1935 im Freiland aufgezogen, die alle nur Einfache ergaben (Tab. 6).

Tabelle 6

Nachkommenschaften (Aussaat 1935) von langschotigen Topfpflanzen der konstant einfachen Familie 48

Lfde. Nr.	Pflanze	Versuchszweck	Aussaat Nr.	Spaltung		
				Einfach	Gefüllt	Typus
1	48 O	Mutterpflanze, IV. Serie	165	48	—	∞ S
2	48 A	„ , „	166	41	—	„
3	48 B	„ , „	167	47	—	„
4	48 AQ	Mutterpflanze, V. Serie	230	49	—	„
5	48 BH	„ , „	231	47	—	„
6	48 BP	„ , „	232	48	—	„
7	48 BL	„ , „	233	40	—	„
8	48 BD	„ , „	234	47	—	„

Alle Pflanzen waren langschotig, die durchschnittliche Schotenlänge war aber in vielen Nachkommenschaften geringer als in anderen normalen Familien. In der genauer untersuchten Familie 230 z. Bspl. hatten 12 Pflanzen eine Schotenlänge von etwa 9,0 cm, 18 von etwa 8,0 cm, 18 von etwa 7,0 cm und 1 von etwa 4,0 cm.

b) Immerspaltende Familien

Familie 14. Die 1 : 1 spaltende Familie 14 (vgl. S. 401) wurde 1933 in 3 Portionen für Topfkultur ausgesät. (Samenkeimung zusammen: 91 %.) Spaltung zusammen: 35 S : 60 D (1 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren kurzschotig.

Familie 49. Die Nachkommenschaft der Pflanze 14 V (Schotenlänge: 7,0 cm) wurde 1934 unter Nr. 49 in 3 Portionen für Topfkultur ausgesät. (Samenkeimung zusammen 100 %.) Spaltung: 106 S : 102 D (1 : 1). Alle einfachen Pflanzen waren kurzschotig.

Von 13 kurzschotigen Individuen (Versuchspflanzen für abgezählte Bestäubungen) wurden Nachkommenschaften 1935 im Freiland aufgezogen, die alle im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (Tab. 7). Alle einfachen Pflanzen waren wieder kurzschotig.

Tabelle 7

Nachkommenschaften (Aussaat 1935) von kurzschotigen Topfpflanzen der 1 : 1 spaltenden Familie 49

Lfde. Nr.	Pflanze	Versuchszweck	Aussaat Nr.	Spaltung		
				Einfach	Gefüllt	Typus
1	49 U	Pollenlieferant, IV. Serie	168	44	45	1 : 1
2	49 AF	Mutterpflanze, „	169	36	63	„
3	49 AK	„ , „	170	45	50	„
4	49 BD	„ , „	171	12	11	„
5	49 BY	Pollenlieferant, VI. Serie	235	46	47	„
6	49 CZ	„ , V. u. VI. Serie	236	42	53	„
7	49 DU	„ , „	237	33	45	„
8	49 EK	„ , V. Serie	238	38	53	„
9	49 CA	Mutterpflanze, VI. Serie	239	37	47	„
10	49 DI	„ , „	240	35	54	„
11	49 DB	„ , „	241	20	43	„
12	49 DR	„ , „	242	35	28	„
13	49 DQ	„ , „	243	27	54	„

III. Morphologie und Zytologie des Pollens

Zunächst sollte versucht werden, die Frage der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens schon durch morphologische und zytologische Untersuchungen des Pollens zu klären (Frühsommer 1932). Nach den Literaturangaben war es zwar sehr wahrscheinlich, daß keine äußerlich erkennbare Klasse von funktionsunfähigen Pollenkörnern vorkommt. Es bestand aber immerhin die Möglichkeit, daß sich durch genauere zytologische Untersuchungen ein solcher Nachweis erbringen ließ.

Die morphologische Untersuchung bestätigte die Angaben früherer Untersucher. Im allgemeinen sehen sowohl bei normalen als auch bei immerspaltenden Individuen alle Pollenkörner gut und tauglich aus. Allerdings finden sich bei manchen Pflanzen (besonders der violetten Sippe) einige taube Körner. Es scheint auch, daß bei immerspaltenden Pflanzen leere Körner häufiger und in größerer Zahl vorkommen als bei normalen. Der Prozentsatz ist aber auch bei immerspaltenden Pflanzen so gering (etwa 1—10 %), daß die tauben Körner für die Frage eines Ausfalls des S′-Pollens nur von sekundärer Bedeutung sein können. Überdies gibt es viele immerspaltende Pflanzen mit 100 % gutem Pollen, worauf schon Saunders hinweist. Die Häufigkeit des Vorkommens von schlechten Körnern wurde daher nicht näher untersucht.

Eine äußerlich nicht erkennbare Schädigung oder Herabsetzung der Lebensfunktionen bei der Hälfte der Pollenkörner ist vielleicht mit Hilfe von Vitalfarbstoffen nachzuweisen. Vitalfarbstoffe färben ja bekanntlich tote Zellen stärker als lebende. Kerne werden im allgemeinen überhaupt nur gefärbt, wenn sie nicht mehr „leben“. Wenn die Hälfte des immerspaltenden Pollens aus inneren Gründen geschädigt ist, müssen in einer bestimmten Farbstoffkonzen-

tration nach einer bestimmten Zeit bei 50 % der immerspaltenden Pollenkörner Plasma und Kerne gefärbt, bei allen normalen aber ungefärbt sein. Versuche mit Neutralrot, Methylenblau und Methylgrün ergaben keinerlei Unterschiede zwischen normalem und immerspaltendem Pollen. Eine Klasse von geschädigten Pollenkörnern läßt sich also auch mit dieser Methode nicht nachweisen.

Bei der zytologischen Untersuchung des Pollens sollte vor allem geprüft werden, ob sich bei der Hälfte der Pollenkörner eine „Sterilität der Gameten" (Degeneration des generativen Kerns bzw. der Spermakerne) nachweisen läßt, wie sie bei einem Teil der „Zwitter" von *Thalictrum polygamum* festgestellt wurde (Kuhn 1933). Untersucht wurden Ausstrich- und Schnittpräparate. Nur auf Ausstrichpräparaten konnte gute Fixierung und Färbung erhalten werden. Fixierung mit den Gemischen von Carnoy und Flemming und Färbung mit Gentianaviolett gab die besten Resultate. Es mußte eine sehr große Zahl von Präparaten von Pollen normaler und immerspaltender Pflanzen hergestellt werden, da Fixierung und Färbung in den einzelnen Präparaten bzw. Pollenkörnern sehr verschieden gut ausfiel.

Die Kerne sehen bei allen immerspaltenden Pollenkörnern völlig „normal" aus. Bei beiden Pollensorten sind stets zwei stark färbbare Spermakerne und ein schwächer färbbarer vegetativer Kern vorhanden. Bei *Matthiola* ist der Pollen demnach, wie bei allen bisher untersuchten *Cruciferen*, dreikernig d. h. der generative Kern teilt sich schon im Pollenkorn in die beiden Spermakerne. Snow (1925, S. 239) gibt kurz an, daß er nach Färbung mit Karmin-essigsäure in den Pollenkörnern einen Kern mit 2 Nukleolen und einen Kern ohne Nukleolus gesehen hat. Offenbar sind mit dem „Kern mit 2 Nukleolen" die beiden Spermakerne, mit dem „Kern ohne Nukleolus" der vegetative Kern gemeint.

Auch die Untersuchung der Kerne ergab also keinerlei Anhaltspunkte für eine Sterilisierung von 50 % der Pollenkörner. Es mußte daher die Keimung bzw. Befruchtungsfähigkeit untersucht werden. Methodisch lag es natürlich nahe, durch Untersuchung der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens gleich die letzte Möglichkeit[1]) einer Sterilisierung — nämlich ein Zugrundegehen der S′-Spermakerne bei der Befruchtung — zu erfassen. Wegen des geringeren Arbeitsaufwandes wurde aber zunächst versucht, eine Ausschaltung bei der Pollenkeimung nachzuweisen, zumal ja die Angaben von Waddington (1929) auf einen Ausfall schon in diesem Stadium hindeuteten.

IV. Pollenkeimung in vitro

1. Methodik

Die Pollenkeimung wurde ausschließlich auf künstlichen Medien untersucht. Eine Untersuchung der Pollenkeimung in vivo versprach wenig Erfolg,

[1]) Eine zygotische Sterilität kommt ja zur Erklärung des Grundproblems nicht in Betracht (vgl. S. 389).

da auf der flachen Narbe (ein eigentlicher Griffel fehlt) die Keimung und vor allem das Schlauchwachstum schwer zu verfolgen ist.

Um die Frage einer Keimungsunfähigkeit von 50 % der immerspaltenden Pollenkörner mit Sicherheit entscheiden zu können, mußte eine Methode benutzt werden, bei welcher der normale Pollen regelmäßig und möglichst vollständig keimt. Die in der Literatur für den Pollen von normalen Pflanzen angegebenen Keimungsprozentsätze waren nicht sehr ermutigend. Snow (1925) untersuchte die Pollenkeimung auf Rohrzuckeragar im „hängenden Tropfen" (1prozentiger Agar mit 15 % Rohrzucker und etwas Pepton). Normaler Pollen keimte durchschnittlich zu 8,4 %. Wesentlich bessere Resultate erhielt Waddington (1929). Als Medium wurde Rohrzuckeragar (0,5 % Agar und verschiedene Rohrzuckerkonzentrationen) mit einigen Tropfen Hefeextrakt benutzt. Die durchschnittliche Keimung für den normalen Pollen war 44,2 %. Der Keimungsprozentsatz war in den einzelnen Kulturen sehr verschieden hoch, in manchen Fällen auch dann, wenn der Pollen von ein und derselben Pflanze stammte. Die Keimungsprozente lagen zwischen 29 % und 76 %. Stets platzte ein sehr großer Teil der Pollenkörner.

Auf Grund eingehender Untersuchungen über die Physiologie der Pollenkeimung (Kuhn 1937a), auf deren wesentlichen Ergebnisse kurz eingegangen werden muß, wurde eine Methode gefunden, bei der das Platzen der Pollenkörner vermieden und eine regelmäßige Keimung erzielt wird.

In einem feuchten Substrat gibt der *Matthiola*-Pollen Substanzen ab, welche Keimung und Schlauchwachstum beeinflussen. Eine bestimmte Konzentration dieser „keimungsfördernden Substanzen" muß im Substrat vorhanden sein, um ein vollständiges Auskeimen ohne Platzen zu ermöglichen. Der *Matthiola*-Pollen gehört zu den Pollensorten, die sehr empfindlich gegen die Berührung mit größeren Wassermengen sind. Auf feuchten Substraten (Rohrzuckeragar) wird die Konzentration der „keimungsfördernden Substanzen" so gering, daß keine ungestörte Keimung eintritt und sehr viele Pollenkörner platzen.

Eine zu starke Auslaugung der Pollenkörner wird vermieden, wenn man dafür sorgt, daß Substrat und Pollenkörner das Wasser nur langsam und in äußerst geringen Mengen aufnehmen können. Als beste Methode dafür ergab sich ein von Renner (1919) angegebenes und von seiner Schülerin Walderdorff (1924) ausgearbeitetes Verfahren der „indirekten Wasseraufnahme", bei dem die Keimung auf einem anfangs trockenen und dann im feuchten Raum quellenden Medium erfolgt.

Die angewandte Technik war die folgende: Auf der Mitte eines Deckglases wird ein Tropfen einer etwa 10prozentigen Gelatinelösung gebracht. Nach dem Eintrocknen wird der Pollen auf die Gelatine gesät und das Substrat — am besten ringförmig — mit etwas Wasser oder Rohrzuckerlösung umgeben, wobei eine Berührung von Substrat und Flüssigkeit zu vermeiden ist. Das in dieser Weise vorbereitete Deckglas wird — mit der Flüssigkeit nach unten — auf die Höhlung eines Objektträgers luftdicht aufgesetzt. Die Pollenkörner nehmen das für die Keimung erforderliche Wasser hauptsächlich aus der in kurzer Zeit gequollenen Gelatine auf. Man kann den bei der Keimung wirksamen

osmotischen Druck dem osmotischen Druck der betreffenden Rohrzuckerlösung gleichsetzen.

Die Pollenkeimung nach diesem Verfahren ist abhängig von der Schichtdicke der Gelatine. Bei dicker Gelatineschicht wurde fast 0, bei dünner nur am Rande und bei hauchdünner fast in der ganzen Fläche gute Keimung erzielt. Die Abhängigkeit der Keimung von der Dicke der Gelatineschicht beruht darauf, daß die Konzentration der „keimungsfördernden Stoffe" in dicker Schicht nicht mehr ausreichend ist. Das konnte dadurch wahrscheinlich gemacht werden, daß Zugabe von Antherenextrakt zum Substrat eine erhebliche Erhöhung des Keimprozentsatzes und eine Vergrößerung der Schlauchlänge bewirkt.

Der Zustand des Pollens hat großen Einfluß auf die Keimung. Es wurde ausschließlich trockener Pollen benutzt, weil dann die Wasseraufnahme des Pollens ebenso allmählich und gleichmäßig wie die Quellung des Substrats erfolgt. Die Verwendung trockenen Pollens bietet einen weiteren Vorteil: mit Hilfe eines feinen Pinsels kann der Pollen in gleichmäßiger Verteilung auf das Substrat gestreut werden.

Um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, mußte zu allen Versuchen gleichartiger Pollen verwendet werden. Als Gradmesser für den Reifegrad des Pollens diente der Entwicklungszustand der Antheren und nicht der Blüten. Der Zeitpunkt des Antherenstäubens ist nämlich bis zu einem gewissen Grade unabhängig von dem Entwicklungsstadium der ganzen Blüte. Bei Freilandpflanzen entlassen die Antheren den Pollen schon im Knospenstadium, bei Topfpflanzen in eben sich öffnenden Blüten. Bei höherer Temperatur und bei schlechtem Allgemeinzustand stäuben die Antheren früher. Außerdem finden sich Sippenunterschiede. Nur der Pollen aus den 4 größeren, langgestielten Antheren wurde benutzt. Antheren, die eben zu stäuben begannen oder kurz vor dem Aufspringen standen, wurden gesammelt und in Doppelschälchen im Laboratorium aufbewahrt. Nach einigen Stunden waren sie völlig aufgesprungen und der Pollen ganz trocken.

Im allgemeinen wurde der Pollen einen Tag nach dem Sammeln ausgesät. Es zeigte sich nämlich, daß bei älterem Pollen die Keimfähigkeit sehr rasch abnimmt. Nach 2 oder 3 Tagen keimte der Pollen noch ebensogut wie nach 1 Tag. Nach 4 Tagen war die Keimfähigkeit oft schon deutlich herabgesetzt, nach 12 Tagen betrug die Keimung nur noch 1—5 %.

Mit der geschilderten Methodik wurden bei allen Sippen (mit Ausnahme der Sippe „gelb und weiß Kappert", vgl. unten) ausgezeichnete Ergebnisse erhalten. Normaler Pollen keimt fast ausnahmslos in kürzester Zeit zu 90—95 % aus. Platzen von Pollenkörnern tritt so gut wie gar nicht auf. Die Schläuche erreichen eine erhebliche Länge. Die Methode war jederzeit mit dem gleichen Ergebnis wiederholbar. Wenn einmal eine geringere Keimung auftrat, konnte stets ein Grund dafür wahrscheinlich gemacht werden (zu alter Pollen oder Pollen von nicht ganz kräftigen Pflanzen bzw. aus nicht gut ausgebildeten Blüten).

Sehr gute Keimung und Schlauchbildung erfolgt neben 0 %, 2,5 % und 5 % Rohrzucker. Als Grenzkonzentration, neben der gerade noch sehr kleine

Schläuche gebildet werden, wurde 25 % Rohrzucker festgestellt. Optimale Keimung findet im allgemeinen neben 2,5 % Rohrzucker statt.

Selbstverständlich wurde normaler und immerspaltender Pollen stets in Parallelversuchen zur Keimung gebracht. Es war jedoch nicht nötig, nach dem Vorbild von Waddington die beiden Pollensorten in ein und derselben Kultur zu prüfen, da beim normalen Pollen die Streuung der Keimungsprozente nur sehr gering war. Der Pollen jeder einzelnen Pflanze wurde stets gleichzeitig in mehreren Kulturen ausgesät. In den allerersten Versuchen wurde die Keimung jeweils neben den Rohrzuckerkonzentrationen 0 %, 5 %, 10 % und 20 %, dann nur neben Wasser und 5 % Rohrzucker untersucht, wobei für jede Konzentration 2 Kulturen angesetzt wurden. Im Gegensatz zu einer Vermutung von Waddington (1929, S. 194) wurde gefunden, daß sich die beiderlei Pollensorten in ihrem osmotischen Verhalten nicht unterscheiden. Bei den späteren Versuchen wurden daher nur 2—3 Kulturen neben 2,5 % Rohrzucker geprüft. Wenn nichts anderes angegeben ist, wurde die Keimung neben 2,5 % Rohrzucker untersucht.

Die Kulturen wurden in einem Nordzimmer durchgeführt, in dem größere Temperaturschwankungen nicht zu befürchten waren. Die Durchsicht erfolgte gewöhnlich 12—24 Stunden nach der Aussaat. Nach diesem Zeitpunkt war die Keimung beendet und gewöhnlich auch das Schlauchwachstum zum Stillstand gekommen. Die Auszählung wurde mit Hilfe eines Okularnetzmikrometers 1 cm^2 vorgenommen. Durchweg wurde ein Okular 7 x benutzt. In vielen Kulturen war es möglich, schon mit dem Objektiv 8 x, also mit etwa 56facher Vergrößerung, die Pollenkörner bzw. Pollenschläuche mit Sicherheit verfolgen zu können. Im allgemeinen wurde aber ein Objektiv 40 x, also etwa 280fache Vergrößerung, zur Untersuchung herangezogen. Es wurden stets mehrere Gesichtsfelder ausgezählt.

2. Untersuchung der Pollenkeimung

In den Jahren 1932, 1933 und 1934 wurde in etwa 700 Kulturen die Keimung des normalen und des immerspaltenden Pollens mit der geschilderten Methodik vergleichend untersucht. Die Darstellung soll gesondert für die einzelnen Versuchsreihen erfolgen.

A. 1. Keimungsserie: Schätzung und Auszählung der Keimung bei 6 verschiedenen Sippen (Versuche vom 1. VII. bis 14. VII. 1932)

In der Zeit vom 1. VII. bis 14. VII. 1932 wurde in 237 Versuchen die Pollenkeimung bei normalen und immerspaltenden Individuen aus 6 verschiedenen Sippen untersucht. Der Pollen stammte in allen Fällen von Freilandpflanzen. Die Pflanzen befanden sich zur Zeit der Untersuchung z. T. schon gegen Ende der Blüteperiode. In jeder einzelnen Kultur wurde der Keimungsprozentsatz geschätzt. Ein bestimmter Pollen (von ein und derselben Pflanze zur gleichen Zeit gesammelt) verhielt sich in den einzelnen Parallelkulturen im allgemeinen

Tabelle
Pollenkeimung bei normalen Pflanzen

Pflanze				
Lfde. Nr. der Pflanze	Sippe	Spaltung der Familie	Pflanze	Konstitution, durch Aufzucht einer F_1 geprüft
1	gelb	∞ S	1 FB	SS (vgl. S. 399)
2	„	„	1 FC	
3	„	„	1 FD	
4	rot	∞ S	2 FA	
5	„	„	2 FB	SS (vgl. S. 399)
6	„	„	2 FC	
7	gelb und weiß-Kappert	3 : 1	13 FA	
8	violett	3 : 1	19 FA	
9	„	„	19 FB	
10	„	„	19 FC	
11	„	„	19 FD	Ss (vgl. S. 401)
12	„	1 : 1	23 FD	Ss (vgl. Tab. 1, Nr. 6)

8
verschiedener Sippen. 1932

Aussaat					Keimung					
Datum	Alter d. Pollens in Tagen	Neben % Rohrzucker	Kultur Nr.	Lfde. Versuchs-Nr.	n	gekeimt absol.	gekeimt in %	gekeimt?	geplatzt	Nicht gekeimt
7. VII.	4	0	78	1	503	441	*88*	1	0	61
„	„	5	84	2	52	49	*94*	0	0	3
					555	**490**	***88***	**1**	**0**	**64**
9. VII.	1	0	116	3	216	182	*84*	2	0	32
10. VII.	2	0	140	4	332	271	*82*	4	3	54
					548	**453**	***83***	**6**	**3**	**86**
12. VII.	2	0	152	5	187	160	*86*	0	0	27
13. VII.	3	5	182	6	249	222	*89*	0	4	23
					436	**382**	***88***	**0**	**4**	**50**
4. VII.	1	0	17	7	124	115	*93*	0	0	9
„	„	5	21	8	135	126	*93*	0	0	9
5. VII.	2	0	29	9	144	139	*97*	0	0	5
„	„	5	31	10	86	70	*81*	6	0	10
					489	**450**	***92***	**6**	**0**	**33**
9. VII.	1	5	123	11	280	267	*95*	0	0	13
10. VII.	2	0	143	12	238	189	*79*	4	0	45
					518	**456**	***88***	**4**	**0**	**58**
12. VII.	2	5	158	13	233	221	*95*	3	0	9
13. VII.	3	5	189	14	228	215	*94*	1	0	12
					461	**436**	***95***	**4**	**0**	**21**
13. VII.	9 Stdn.	5	203	15	199	164	*82*	14	0	21
„	1	„	237	16	123	94	*76*	6	1	22
					322	**258**	***80***	**20**	**1**	**43**
9. VII.	1	0	109	17	**170**	**160**	***94***	**1**	**0**	**9**
14. VII.	1	0	218	18	**220**	**204**	***93***	**4**	**0**	**12**
14. VII.	1	0	222	19	**263**	**247**	***94***	**0**	**0**	**16**
14. VII.	1	0	228	20	**185**	**164**	***89***	**2**	**3**	**16**
14. VII.	1	0	206	21	**181**	**167**	***92***	**5**	**3**	**6**
					4348	3867		53	14	414
						88,9 %		*1,2 %*	*0,3 %*	*9,5 %*

Tabelle
Pollenkeimung bei immerspaltenden

Pflanze				
Lfde. Nr. der Pflanze	Sippe	Spaltung der Familie	Pflanze	Konstitution, durch Aufzucht einer F_1 geprüft
1	rosa	1:1	4 FA	S's (vgl. S. 400)
2	„	„	4 FD	
3	„	„	4 FE	
4	„	„	4 FF	S's (vgl. S. 400)
5	„	„	4 FG	
6	gelb und weiß-Saunders	1:1	3 FA	S's (vgl. S. 400)
7	„	„	3 FB	
8	„	„	3 FC	S's (vgl. S. 400)
9	„	„	3 FD	
10	gelb und weiß-Kappert	1:1	14 FA	
11	violett	1:1	23 FA	
12	„	„	23 FB	S's (vgl. Tab. 1, Nr. 3)
13	„	„	23 FC	
14	„	„	23 FE	S's (vgl. Tab. 1, Nr. 2)
15	„	„	23 FF	S's (vgl. Tab. 1, Nr. 4)

9

Pflanzen verschiedener Sippen. 1932

Aussaat					Keimung					
Datum	Alter d. Pollens in Tagen	Neben % Rohrzucker	Kultur Nr.	Lfde. Versuchs-Nr.	n	gekeimt absol.	gekeimt in %	gekeimt?	geplatzt	Nicht gekeimt
5. VII.	2	0	41	1	190	87	*46*	60	0	43
„	„	5	43	2	128	86	*67*	23	0	19
7. VII.	4	0	53	3	126	70	*56*	21	0	35
„	„	5	54	4	78	38	*49*	13	0	27
					522	**281**	***54***	**117**	**0**	**124**
9. VII.	1	0	132	5	86	69	*80*	6	0	11
„	„	5	134	6	256	200	*78*	14	0	42
					342	**269**	***79***	**20**	**0**	**53**
9. VII.	1	0	136	7	226	190	*84*	2	0	34
10. VII.	2	0	149	8	386	253	*66*	52	15	66
„	„	„	151	9	113	66	*58*	12	4	31
					725	**509**	***70***	**66**	**19**	**131**
12. VII.	2	5	171	10	201	141	*70*	26	0	34
13. VII.	3	5	191	11	216	128	*59*	19	6	63
					417	**269**	***64***	**45**	**6**	**97**
12. VII.	2	0	176	12	211	102	*48*	15	41	53
13. VII.	3	5	194	13	324	188	*58*	16	24	96
					535	**290**	***54***	**31**	**65**	**149**
7. VII.	4	0	69	14	348	173	*50*	69	0	106
„	„	5	70	15	293	153	*52*	53	0	87
„	„	„	71	16	143	72	*50*	28	0	43
					784	**398**	***51***	**150**	**0**	**236**
9. VII.	1	0	124	17	199	150	*75*	7	0	42
10. VII.	2	0	148	18	429	334	*78*	36	13	46
					628	**484**	***77***	**43**	**13**	**88**
9. VII.	1	0	129	19	242	182	***75***	13	0	47
12. VII.	2	0	164	20	193	139	***72***	13	0	41
13. VII.	9 Stdn.	5	199	21	232	102	*44*	33	5	92
14. VII.	1	5	233	22	206	94	*46*	23	0	89
					438	**196**	***45***	**56**	**5**	**181**
8. VII.	1	0	112	23	**332**	**239**	***72***	**44**	**0**	**49**
12. VII.	2	0	178	24	**201**	**141**	***70***	**22**	**26**	**12**
12. VII.	2	0	180	25	**221**	**119**	***54***	**9**	**18**	**75**
14. VII.	1	0	216	26	**229**	**99**	***43***	**8**	**12**	**110**
14. VII.	1	5	217	27	**237**	**160**	***67***	**31**	**3**	**43**
					6046	3775		668	167	1436
						62,4%		*11,1%*	*2,8%*	*23,8%*

völlig gleichartig. Es sei daher darauf verzichtet, die geschätzten Keimprozente anzuführen. Für jede Pflanze wurde die Schätzung durch genaue Auszählung von mindestens einer Kultur kontrolliert. Der ausgezählte Prozentsatz stimmte mit dem geschätzten meist sehr gut überein.

In den Tabellen 8 und 9 sind die ausgezählten Kulturen dieser Versuchsserie aufgeführt. Für jede Pflanze wird angegeben: 1. Die Sippe, zu der sie gehört. 2. Die Spaltung nach der Blütenfüllung der Familie, aus der sie stammt. 3. Soweit untersucht, die aus der Nachkommenschaft erschlossene genetische Konstitution. (Über die züchterische Analyse vgl. S. 399—402.) Für jede Kultur wird angeführt: das Datum der Aussaat; das Alter des Pollens in Tagen; die Konzentration der Rohrzuckerlösung, neben der die Keimung erfolgte; die Kulturnummer. Hinsichtlich des Keimungsverhaltens wurden 4 Stufen unterschieden: 1. Körner mit einem deutlichen, meist sehr langen Keimschlauch: „gekeimt". 2. Körner, die nur eine kleine Blase, keinen eigentlichen Schlauch getrieben haben: „gekeimt?"[1]). 3. Nicht gekeimte, aber geplatzte Körner: „geplatzt". 4. Nicht gekeimte, ungeplatzte Körner: „nicht gekeimt". Um die Gleichartigkeit der Keimung bei den einzelnen Pflanzen zu belegen, werden sowohl die Ergebnisse der einzelnen Kulturen als auch die Gesamtergebnisse mitgeteilt.

Wir betrachten zunächst die Keimung des normalen Pollens (Tab. 8). Die untersuchten Pflanzen waren alle langschotig. 11 stammten aus normalen Familien, 1 Pflanze (23 FD, Nr. 12) war dagegen ein normales „Ausnahme-Individuum" aus einer 1:1 spaltenden Familie. Die 12 normalen Pflanzen gaben in 21 Versuchen eine durchschnittliche Keimung von 88,9 %. Der Prozentsatz der Körner mit fraglicher Keimung und der geplatzten Körner ist sehr gering.

Die Keimprozente für die einzelnen Individuen liegen recht einheitlich um 90 %. Nur bei einer Pflanze (1 FC, Nr. 2) aus der „gelben Sippe" und bei der allein untersuchten Pflanze der „gelb und weißen Sippe Kappert" (13 FA, Nr. 7) ist der Keimungsprozentsatz deutlich geringer (etwa 80 %).

Die Keimungsergebnisse für immerspaltende Pflanzen sind in Tabelle 9 aufgeführt. Alle 15 untersuchten Pflanzen stammen aus 1 : 1 spaltenden Familien und waren kurzschotig. Die 15 immerspaltenden Pflanzen gaben in 26 Versuchen eine durchschnittliche Keimung von 62,4 %. Es fällt auf, daß die Zahl der Pollenkörner, die nur eine kleine Blase getrieben haben (fragliche Keimung) und die Zahl der geplatzten Körner beim immerspaltenden Pollen rund 10mal so groß ist wie beim normalen. Der immerspaltende Pollen ist also offenbar wesentlich empfindlicher gegen Schädigungen durch zu starke Wasseraufnahme, wie sie selbst bei der Methode der „indirekten Wasseraufnahme" auftreten. Alle Versuche, den Prozentsatz der platzenden Körner

[1]) Diese Pollenkörner mit einem kleinen Bläschen („knob") wurden dagegen von Waddington (1929) zu den gekeimten gerechnet.

beim immerspaltenden Pollen durch Erschwerung der Wasseraufnahme (höhere Konzentration der umgebenden Rohrzuckerlösung) herabzudrücken, schlugen fehl.

Die Keimprozente bei den einzelnen Pflanzen sind verschieden hoch. Bei 6 Individuen (Nr. 1, 5, 6, 10, 13, 14) beträgt die Keimung etwa 50 %, bei 1 (Nr. 4) etwa 60 %, bei 6 (Nr. 3, 8, 9, 11, 12, 15) etwa 70 % und bei 2 (Nr. 2, 7) etwa 80 %. Es liegt also bei 6 Pflanzen die Keimung bei etwa 50 %, bei 9 Pflanzen aber bei weit über 50 %. Der Durchschnittswert für den immerspaltenden Pollen würde wahrscheinlich noch höher sein, wenn nicht eine Reihe von Versuchen mit Pollen von letzten Blüten bzw. von schwächlichen Pflanzen hätten durchgeführt werden müssen.

Der immerspaltende Pollen keimt also wesentlich schlechter als der normale. Im Gesamtdurchschnitt beträgt aber die Keimung des immerspaltenden Pollens (62,4 %) mehr als die Hälfte der Keimung des normalen (88,9 %). Bei den einzelnen immerspaltenden Individuen ist die mittlere Keimung sehr verschieden groß.

B. 2. Keimungsserie: Schätzung der Keimung bei der violetten Sippe (Versuche vom 22. VII. bis 15. VIII. 1932)

Als nächste Aufgabe ergab sich nun, bei einer möglichst großen Zahl von immerspaltenden Individuen den durchschnittlichen Keimungsprozentsatz festzustellen. Es genügte dazu vollauf, den Keimungsprozentsatz nur zu schätzen, da der Vergleich von Schätzung und Zählung bei der 1. Versuchsreihe ergeben hatte, daß eine Schätzung mit einer Genauigkeit von etwa ± 10 % möglich ist.

Als diese Versuche angestellt werden sollten (Ende Juli 1932), blühte nur noch die violette Sippe. Auch von dieser konnten aus den eigenen Kulturen nur noch wenige Pflanzen verwendet werden. (Über züchterische Angaben vgl. S. 401—402). Hauptsächlich wurde Pollen aus den noch nicht so weit abgeblühten Kulturen im Versuchsfeld des Instituts für Vererbungsforschung benutzt. Bei den von Kappert angebauten, mit römischen Zahlen bezeichneten Familien (vgl. Tab. 2) wurde die Schotenlänge nicht festgestellt. Es ist daher in diesen Fällen nicht sicher, ob alle Pflanzen aus 1 : 1 spaltenden Familien wirklich die Konstitution S's hatten.

Der Pollen in allen Versuchen dieser Serie stammte durchweg von mehr oder weniger „letzten" Blüten. Aus diesem Grunde stimmen die in verschiedenen Kulturen mit ein und demselben Pollen erhaltenen Keimungsprozente in einigen Fällen nicht so gut überein, wie bei der ersten Serie. In den Tabellen 10 und 11 wird für jede Pflanze der durchschnittliche Schätzungswert aus mehreren Kulturen mitgeteilt. Soweit größere Unterschiede vorhanden sind, wird der häufigere und — in Klammern — der seltenere Wert angeführt. Man darf wohl annehmen, daß die Kulturen mit dem höheren Durchschnittswert die für die betreffende Pflanze typische Keimung zeigen. Bei den Versuchen mit geringerer Keimung handelte es sich meist um Pollen, der nicht in ganz einwandfreiem Zustand war.

Die Keimung des normalen Pollens wurde in 74 Versuchen geschätzt (Tab. 10). Von den 11 untersuchten Pflanzen stammen 10 aus 3 : 1 spaltenden

Familien, 1 (23 FH, Nr. 3) war ein normales „Ausnahme-Individuum" aus einer 1 : 1 spaltenden Familie. Der Keimungsprozentsatz liegt für die einzelnen Pflanzen wieder recht einheitlich bei etwa 90 %. Nur Nr. 5 mit 70 % Keimung macht eine Ausnahme.

Tabelle 10
Schätzung der Pollenkeimung bei normalen Pflanzen der violetten Sippe
Versuche vom 22. VII. bis 15. VIII. 1932

Lfde. Nr.	Spaltung der Familie	Pflanze	Schotenlänge	Konstitution, durch Aufzucht einer F_1 geprüft	Pollenkeimung in %	Zahl der Versuche
1	3:1	21 FA	„lang"		(80) 90	5
2	„	21 FB	„		80—90	14
3	1:1	23 FH	„	Ss (vgl. Tab. 1, Nr. 7)	80—90	2
4	3:1	VII FA			(80) 90	17
5	„	VII FB			70	3
6	„	VII FC			80—90	3
7	„	VII FD			90	8
8	„	VII FE			90	9
9	„	VIII FA			90	2
10	„	VIII FB			80—90	5
11	„	IX FA			(80) 90	6
						74

Die Keimung des immerspaltenden Pollens wurde in 82 Versuchen geschätzt (Tab. 11). Die 13 untersuchten Pflanzen stammen alle aus 1 : 1 spaltenden Familien. Für 2 Pflanzen (Nr. 1 und 2) ist durch Aufzucht der Nachkommenschaft sichergestellt, daß sie immerspaltend sind. Eine von diesen (23 FG) ist ein „Ausnahme-Individuum" von der Konstitution S′S.

Die Keimungsprozente bei den einzelnen Pflanzen sind wieder verschieden hoch. Wenn wir für jede Pflanze nur die höchsten Durchschnittswerte gelten lassen, beträgt die Keimung bei 2 Pflanzen (Nr. 1, 11) etwa 40—50 %, bei 8 (Nr. 4, 6, 7, 8, 9, 10, 12, 13) etwa 70—80 % und bei 3 (Nr. 2, 3, 5) 80—90 %. Bemerkenswert ist, daß der Pollen der konstant einfachen, aber kurzschotigen Pflanze 23 FG (Nr. 1) nur zu etwa 40 % gekeimt hat. — Von den 3 Pflanzen mit einer Keimung von 80—90 % können 2 (Nr. 3 und 5) normale „Ausnahme-Individuen" gewesen sein, 1 (23 FI, Nr. 2) hatte aber sicher die Konstitution S′s. Leider liegen gerade für diese Pflanze nur 2 Versuche vor. Es muß also zweifelhaft bleiben, ob wirklich bei immerspaltenden Individuen eine Keimung von 80—90 % vorkommen kann.

Die Schätzungen der Pollenkeimungen in der 2. Versuchsreihe haben gezeigt, daß innerhalb einer einzigen Sippe, nämlich der violetten, die Schwankungen zwischen den Durchschnitts-

Tabelle 11

Schätzung der Pollenkeimung bei immerspaltenden Pflanzen der violetten Sippe
Versuche vom 22. VII. bis 15. VIII. 1932

Lfde. Nr.	Spaltung der Familie	Pflanze	Schotenlänge	Konstitution, durch Aufzucht einer F_1 geprüft	Pollenkeimung in %	Zahl d. Versuche
1	1:1	23 FG	„kurz“	S′S (vgl. Tab. 1, Nr. 1)	40	4
2	„	23 FI	„	S′s (vgl. Tab. 1, Nr. 5)	80—90	2
3	„	I FA			50—60 (80—90)	8
4	„	I FB			70	5
5	„	II FA			50—70 (80—90)	20
6	„	II FB			70—80	3
7	„	II FC			(50) 70	8
8	„	III FA			70—80	7
9	„	IV FA			70	3
10	„	V FA			40—50 (70)	6
11	„	V FB			40—50	9
12	„	V FC			80	3
13	„	VI FA			70—80	4
						82

werten der immerspaltenden Individuen nicht so groß sind, wie bei den aus den verschiedenen Sippen stammenden Individuen der 1. Versuchsreihe zusammen. Die durchschnittliche Keimung des immerspaltenden Pollens beträgt hier verhältnismäßig einheitlich 70—80 %.

C. 3. Keimungsserie: Schätzung und Auszählung der Keimung bei der violetten Sippe, sowie Versuche mit Antherenextrakt (1933)

Es mußte nun noch die Keimung bei Pflanzen geprüft werden, die sich in voller Wüchsigkeit und in der ersten Hälfte der Blüteperiode befanden, was ja bei der ersten und vor allem bei der zweiten Versuchsreihe nicht der Fall war. Es war denkbar, daß bei solchen Pflanzen höhere Keimungsprozentsätze zu erhalten sind. Weiterhin sollte untersucht werden, ob sich bei den immerspaltenden Pflanzen der Keimungsprozentsatz erhöhen bzw. der Prozentsatz der platzenden Pollenkörner durch Zufügen von Antherenextrakt (vgl. S. 410) herabsetzen läßt.

Im Jahre 1933 wurde die Pollenkeimung wieder bei der violetten Sippe untersucht. Es wurden Pflanzen aus der 3 : 1 spaltenden Familie 24, die alle langschotig waren, und Pflanzen aus der 1 : 1 spaltenden Familie 28, die alle kurzschotig waren, verwendet. Alle zu diesen Versuchen benutzten Pflanzen wurden in Töpfen kultiviert. (Über züchterische Angaben vgl. S. 403, 405)

Besonderer Wert wurde darauf gelegt, nur Pollen von kräftigen Pflanzen und „guten" Blüten zu verwenden. Aus verschiedenen Gründen[1]) war es leider erst im Oktober bzw. November möglich, die Versuche auszuführen. Zu dieser Zeit standen jedoch eine Reihe von blühenden Pflanzen aus einer späten Aussaat zur Verfügung. Bei etwa 150 Kulturen wurde das Keimungsprozent wieder geschätzt. Die Übereinstimmung zwischen den verschiedenen Kulturen eines Pollens war — wie bei der 1. Pollenkeimungsserie — sehr gut. Wir betrachten zunächst die Schätzungen des Keimungsprozentsatzes (Tab. 12 und 13). Soweit untersucht, wird in den Tabellen auch auf die Ergebnisse der genauen Auszählungen hingewiesen.

In Tabelle 12 sind die geschätzten Keimungsprozente für normalen Pollen angegeben (58 Versuche). Die durchschnittliche Keimung belief sich bei allen 11 untersuchten Pflanzen auf etwa 80—90 %.

Tabelle 12
Schätzung der Pollenkeimung bei normalen Pflanzen der violetten Sippe (3 : 1 spaltende Familie 24)
Versuche vom 10. X. bis 11. XI. 1933

Lfde. Nr.	Pflanze	Schätzung der Pollenkeimung in %	Zahl der Versuche	Auszählung der Pollenkeimung in %
1	24 BD	80—90	9	89 (Tab. 14, Nr. 1)
2	24 BA	80—90	3	90 (Tab. 14, Nr. 2)
3	24 BL	80—90	4	89 (Tab. 14, Nr. 3)
4	24 AW	90	4	90 (Tab. 14, Nr. 4)
5	24 AQ	90	4	
6	24 AX	(70—80) 90	16	
7	24 BB	80—90	4	
8	24 BM	90	2	
9	24 BF	80 (90)	2	
10	24 BG	80—90	5	
11	24 BO	90	5	
			58	

Tabelle 13 enthält die geschätzten Keimungsprozente für immerspaltenden Pollen (90 Versuche). Von den 14 untersuchten Pflanzen gaben 2 (Nr. 6, 7) etwa 60 %, die übrigen 12 etwa 70 % Keimung im Durchschnitt.

[1]) Die Methode der „indirekten Wasseraufnahme" versagte im Jahre 1933 zunächst völlig. Es stellte sich schließlich heraus, daß nur auf hauchdünner Gelatineschicht gute Keimung zu erhalten war, während der Pollen 1932 ebenso gut auf etwas dickerer Gelatineschicht gekeimt hatte. Daraus konnte geschlossen werden, daß die Quantität bzw. Wirksamkeit der „keimungsfördernden Substanzen" im Jahre 1932 wesentlich größer als 1933 (und auch 1934) gewesen sein muß. (Vgl. Kuhn 1937a.)

Tabelle 13
Schätzung der Pollenkeimung bei immerspaltenden Pflanzen der violetten Sippe
(1 : 1 spaltende Familie 28)
Versuche vom 10. X. bis 11. XI. 1933

Lfde. Nr.	Pflanze	Schätzung der Pollenkeimung in %	Zahl der Versuche	Auszählung der Pollenkeimung in %
1	28 V	70	17	75 (Tab. 15, Nr. 1)
2	28 AD	70	5	70 (Tab. 15, Nr. 2)
3	28 W	60—70	4	62 (Tab. 15, Nr. 3)
4	28 U	(60) 70	15	68 (Tab. 15, Nr. 4)
5	28 M	60—70	12	
6	28 AC	60	2	60 (Tab. 15, Nr. 5)
7	28 Y	50—60	4	
8	28 AE	60—70	2	
9	28 AF	70	2	
10	28 G	60—70	12	
11	28 Z	70	7	70 (Tab. 15, Nr. 6)
12	28 AA	(60) 70	4	
13	28 F	70	2	
14	28 AB	60—70	2	
			90	

Wir gehen jetzt zu den Versuchen mit Antherenextrakt über. Eine Erhöhung des Keimungsprozentsatzes durch den Antherenextrakt macht sich nur in dicken Gelatinetropfen deutlich geltend. Es wurden daher nicht nur hauchdünne Tropfen, sondern auch dicke Tropfen benutzt. Wie in den früheren Versuchen (vgl. Kuhn 1937a) trat bei dicken Tropfen Keimung nur in der Randzone, bei hauchdünnen in einer breiten Zone rund um die Mitte ein. Geprüft wurde die Wirkung von Extrakten aus Antheren normaler und immerspaltender Pflanzen auf beide Pollensorten. Wir betrachten zunächst die Schätzungsergebnisse, getrennt nach den beiderlei Extrakten. Die Ergebnisse der Auszählung werden dann in Zusammenhang mit den übrigen Auszählungen, und zwar für die beiden Pollensorten gesondert, angeführt.

Zunächst wurde die Wirkung von Extrakt aus Antheren normaler Pflanzen geprüft (Versuche vom 3. XI. 33). In dicken Gelatinetropfen wurde durch diesen Extrakt die Keimung des normalen Pollens von etwa 0—5 % auf etwa 80—90 % (4 Versuche mit Pollen von 2 Pflanzen), die Keimung des immerspaltenden von etwa 1 % auf etwa 50 % (8 Versuche mit Pollen von 3 Pflanzen) gesteigert! In hauchdünnen Tropfen konnte eine Erhöhung des Keimungsprozentsatzes weder beim normalen (10 Versuche mit Pollen von 3 Pflanzen), noch beim immerspaltenden Pollen (8 Versuche mit Pollen von 3 Pflanzen) mit Sicherheit festgestellt werden. Normaler Pollen keimte also zu etwa 90 % und immerspaltender zu etwa 60—70 % sowohl ohne, als auch mit Extraktzusatz.

In weiteren Kulturen wurde die Wirkung von Extrakt aus Antheren immerspaltender Pflanzen geprüft (Versuche vom 6. XI. 33). In dicken Tropfen wurde durch diesen Extrakt die Keimung des normalen Pollens von etwa 1 % auf etwa 50—70 % (10 Versuche mit Pollen von 3 Pflanzen), die Keimung des immerspaltenden von etwa 1 % auf etwa 40—50 % (4 Versuche mit Pollen von 2 Pflanzen) gesteigert. In dicken Tropfen wurde also durch den Antherenextrakt von immerspaltenden Pflanzen die Keimung des normalen Pollens in geringerem Maße, die Keimung des immerspaltenden in etwa gleichem Maße wie durch Antherenextrakt von normalen Pflanzen erhöht. In hauchdünnen Tropfen mit und ohne Extraktzusatz keimte der normale Pollen zu etwa 90 % (8 Versuche mit Pollen von 3 Pflanzen) und der immerspaltende zu etwa 70 % (8 Versuche mit Pollen von 2 Pflanzen). Auch durch Antherenextrakt von immerspaltenden Pflanzen war also bei den beiden Pollensorten keine Steigerung der Keimung zu beobachten.

Wir wenden uns jetzt den Ergebnissen der genauen Auszählung zu. 4 normale Pflanzen wurden in 6 Versuchen untersucht (Tab. 14).

Tabelle 14
Pollenkeimung bei normalen Pflanzen der violetten Sippe
(3 : 1 spaltende Familie 24). 1933

Pflanze		Aussaat				Keimung					
Lfde. Nr. d. Pflanze	Pflanze	Datum	Alter d. Pollens in Tagen	Kultur Nr.	Lfde. Versuchs-Nr.	n	gekeimt absol.	gekeimt in %	gekeimt?	geplatzt	Nicht gekeimt
1	24 BD	10. X.	1	1124	1	189	172	*91*	5	3	9
		3. XI.	1	1224	2	254	211	*83*	4	36	3
		„	„	1226[1])	3	234	219	*94*	5	6	4
						677	**602**	***89***	**14**	**45**	**16**
2	24 BA	10. X.	1	1128	4	**220**	**198**	***90***	**9**	**0**	**13**
3	24 BL	11. X.	1 Std.	1140	5	**207**	**185**	***89***	**5**	**0**	**17**
4	24 AW	13. X.	2	1147	6	**203**	**182**	***90***	**2**	**9**	**10**
						1307	1167		30	54	56
							89,3%		*2,3%*	*4,1%*	*4,3%*

[1]) Gelatine mit Antherenextrakt normaler Pflanzen.

Die durchschnittliche Keimung des normalen Pollens beträgt 89,3 %. Die violette Sippe für sich keimte etwa ebensogut wie die 4 Sippen der ersten Versuchsreihe zusammen (88,9 %). Der Prozentsatz der geplatzten Körner (4,1 %) war aber hier erheblich höher als dort (0,3 %).

Die Keimung mit und ohne Antherenextrakt wurde in 2 Parallelversuchen ausgezählt (Versuche Nr. 2 und 3). Nr. 2 (ohne Extrakt) gab 83 % gekeimte und 14 % geplatzte Körner, Nr. 3 (mit Extrakt) 94 % gekeimte und 2,6 % geplatzte Körner. In diesem Falle war auf hauchdünnen Tropfen eine Förderung der Pollenkeimung durch den Extrakt deutlich festzustellen. Hierbei handelt es sich aber wahrscheinlich um ein zufälliges Ergebnis, da ja in den anderen Kulturen dieser Serie auch ohne Extraktzusatz durchschnittlich 90 % Keimung ausgezählt wurde.

Bei 6 immerspaltenden Pflanzen wurde in 12 Versuchen die Keimung ausgezählt (Tab. 15). Die durchschnittliche Keimung des immerspaltenden Pollens beträgt 69,4 %. Der Durchschnittswert für die violette Sippe allein liegt also höher als der Durchschnittswert für alle 4 Sippen bei der ersten Serie

Tabelle 15
Pollenkeimung bei immerspaltenden Pflanzen der violetten Sippe (1 : 1 spaltende Familie 28). 1933

Pflanze		Aussaat				Keimung					
Lfde. Nr. d. Pflanze	Pflanze	Datum	Alter d. Pollens in Tagen	Kultur Nr.	Lfde. Versuchs-Nr.	n	gekeimt absol.	gekeimt in %	gekeimt?	geplatzt	Nicht gekeimt
1	28 V	10. X.	1	1132	1	241	194	*80*	14	17	16
		3. XI.	1	1230	2	224	160	*71*	8	51	5
		„	„	1231[1])	3	159	115	*72*	0	41	3
						624	**469**	***75***	**22**	**109**	**24**
2	28 AD	10. 10.	1	1136	4	223	163	*73*	26	21	13
		14. 10.	1	1184	5	267	180	*67*	10	7	70
						490	**343**	***70***	**36**	**28**	**83**
3	28 W	11. X.	1 Std.	1139	6	**223**	**139**	***62***	**19**	**42**	**23**
4	28 U	13. X.	2	1149	7	**219**	**149**	***68***	**29**	**19**	**22**
5	28 AC	14. X.	1	1182	8	**288**	**174**	***60***	**17**	**33**	**64**
6	28 Z	6. XI.	2	1250	9	263	186	*71*	32	5	40
		„	„	1251	10	255	187	*73*	24	12	32
		„	„	1252[2])	11	259	183	*71*	3	49	24
		„	„	1253[2])	12	244	158	*65*	6	40	40
						1021	**714**	***70***	**65**	**106**	**136**
						2865	1988		188	337	352
							69,4%		*6,6%*	*11,8%*	*12,3%*

[1]) Gelatine mit Antherenextrakt normaler Pflanzen.
[2]) Gelatine mit Antherenextrakt immerspaltender Pflanzen.

(62,4 %). Auch die Durchschnittswerte für die einzelnen Pflanzen liegen hier verhältnismäßig einheitlich bei etwa 70 %. Die Zahl der geplatzten Pollenkörner ist wie bei den normalen auch bei den immerspaltenden Pflanzen sehr viel größer (11,8 %) als bei der ersten Serie (2,8 %). Hier ist die Zahl der geplatzten Körner beim immerspaltenden Pollen aber nur rund 4mal so groß wie beim normalen (4,1 %).

In zwei Parallelversuchen (Nr. 2 und 3) wurde die Keimung mit und ohne Antherenextrakt normaler Pflanzen, und in vier Parallelversuchen (Nr. 9—12) die Keimung mit und ohne Antherenextrakt immerspaltender Pflanzen ausgezählt. Weder durch Extrakt von normalen noch durch den Extrakt von immerspaltenden Pflanzen wurde der Keimungsprozentsatz erhöht bzw. die Zahl der platzenden Pollenkörner herabgesetzt. Der Prozentsatz der geplatzten Körner bei Extraktzusatz war sogar — wohl zufällig — etwas größer.

Die 3. Versuchsserie hat gezeigt, daß unter günstigen Versuchsbedingungen die durchschnittliche Pollenkeimung bei fast allen immerspaltenden Individuen der violetten Sippe etwa 70 % beträgt. Einige orientierende Versuche mit Pollen von Topf- und Freilandpflanzen im Jahre 1934 ergaben keine besseren Ergebnisse als im Herbst 1933. Die Pollenkeimung bei der 3. Serie ist also trotz der vorgeschrittenen Jahreszeit als optimal anzusehen. Die durchschnittliche Keimung des immerspaltenden Pollens geht — jedenfalls bei der Mehrzahl der Pflanzen — über 70—80 % nicht hinaus.

D. 4. Keimungsserie: Schätzung (und Auszählung) der Pollenkeimung bei der Sippe „gelb und weiß Kappert“ (Versuche 1933 und 1934)

Die Sippe V „gelb und weiß Kappert“ gab bei den „abgezählten Bestäubungen“ (siehe unten) sehr gute Ergebnisse. Es sollte daher auch die Pollenkeimung genauer untersucht werden. In der 1. Keimungsserie waren nur 2 Pflanzen dieser Sippe geprüft worden. Die normale Pflanze 13 FA (Tab. 8, Nr. 7) gab 80 % und die immerspaltende 14 FA (Tab. 9, Nr. 10) gab 45 % Keimung.

Im Oktober 1933 wurde die Pollenkeimung bei 4 Pflanzen aus der konstant einfachen Familie **11**, die alle langschotig waren, und bei 5 Pflanzen aus der immerspaltenden Familie **14**, die alle kurzschotig waren, untersucht. (Über züchterische Angaben vgl. S. 405/406.) Benutzt wurden blühende Topfpflanzen aus einer späten Aussaat.

Im ganzen wurden 37 Versuche ausgeführt. Die Keimung war hier — im Gegensatz zu allen anderen Pollensorten — sehr uneinheitlich. Normaler Pollen keimte durchschnittlich nur zu etwa 80 %. Nicht selten wurden auch niedrigere (60—70), nur ausnahmsweise höhere (80—90) Keimungsprozente geschätzt. Entsprechend schlecht war auch die Keimung des immerspaltenden Pollens. Durchschnittlich wurde etwa 50 %, häufig auch weniger (30 bis 40 %) und selten mehr (60—70 %) geschätzt. Die ausgezählten Kulturen sind

in Tabelle 16 angeführt. Beim normalen Pollen wurden 90 % (Nr. 7), 82 % (Nr. 3), 78 % (Nr. 2) und 66 % (Nr. 5), beim immerspaltenden 61 % (Nr. 1), 58 % (Nr. 8), 49 % (Nr. 4), 35 % (Nr. 9) und 28 % (Nr. 6) gefunden.

Tabelle 16

Pollenkeimung bei normalen und immerspaltenden Pflanzen der Sippe „gelb und weiß Kappert". 1933

Pflanze			Aussaat			Keimung					
Lfde. Nr.	Spaltung der Familie	Pflanze	Datum	Alter d. Pollens in Tagen	Kultur Nr.	n	gekeimt		gekeimt?	geplatzt	Nicht gekeimt
							absol.	in %			
1	1:1	14 CD	11. X.	1 Std.	1143	195	119	*61*	10	14	52
2	∞ S	11 AH	„	„	1144	268	208	*78*	6	1	53
3	∞ S	11 AY	13. X.	2	1153	228	188	*82*	12	3	25
4	1:1	14 CD	„	„	1154	198	97	*49*	22	11	68
5	∞ S	11 S	„	1	1167	203	135	*66*	12	16	40
6	1:1	14 BA	„	„	1170	256	71	*28*	3	57	125
7	∞ S	11 AY	15. X.	2	1194	264	183	*90*	2	3	16
8	1:1	14 CD	„	„	1201	197	115	*58*	7	18	57
9	1:1	14 CV	„	„	1204	211	74	*35*	29	9	99

Die Schwankungen zwischen den einzelnen Kulturen sind so groß, daß die Ausrechnung von Mittelwerten für die Keimung der beiden Pollensorten wenig Wert hat. Es läßt sich nur sagen, daß die Keimung des immerspaltenden Pollen mit etwa 50 % im Durchschnitt mehr als die Hälfte der Keimung des normalen Pollens mit etwa 80 % im Durchschnitt beträgt.

Im Sommer 1934 wurde versucht, zunächst für den normalen Pollen eine bessere und regelmäßigere Keimung zu erzielen. Untersucht wurde in 73 Kulturen die Keimung von verschiedenen Pflanzen aus der konstant einfachen Familie 48 (über züchterische Angaben vgl. S. 406). Die Keimung schwankte wie im Vorjahre sehr stark. In den einzelnen Kulturen lag die Keimung zwischen 50 und 80 %, im Durchschnitt wurden etwa 70 % geschätzt. Auch durch Zufügen von Antherenextrakt gelang es nicht, den Keimungsprozentsatz zu erhöhen. Offenbar sind also bei dieser Sippe zur Erzielung einer guten Keimung in vitro besondere Bedingungen notwendig, die nicht realisiert waren. Da es beim normalen Pollen nicht gelang, eine gleichmäßige Keimung zu erhalten, wurden auch keine weiteren Versuche mit immerspaltendem Pollen ausgeführt.

E. Zusammenstellung der erhaltenen Keimungsprozentsätze

Bevor die Ergebnisse der Pollenkeimungsversuche diskutiert werden, seien zunächst die Keimungsprozentsätze nach Schätzung und Zählung noch einmal übersichtlich zusammengestellt:

1. Versuche mit 6 verschiedenen Sippen (1. Keimungsserie)

Bei 12 normalen Pflanzen der Sippen „gelb Saunders", „rot Saunders", „gelb und weiß Kappert" und „violett" und bei 15 immerspaltenden Pflanzen der Sippen „rosa Saunders", „gelb und weiß Saunders", „gelb und weiß Kappert" und „violett" wurde in 237 Versuchen die Pollenkeimung geschätzt.

Von den 12 normalen Individuen keimten 10 zu etwa 90 %, 2 zu etwa 80 %. Die Auszählung von 21 Versuchen ergab für 4348 Pollenkörner eine durchschnittliche Keimung von 88,9 %.

Von den 15 immerspaltenden Individuen keimten 6 zu etwa 50 %, 1 zu etwa 60 %, 6 zu etwa 70 % und 2 zu etwa 80 %. Die Auszählung von 21 Versuchen ergab für 6046 Pollenkörner eine durchschnittliche Keimung von 62,4 %.

2. Weitere Versuche mit der violetten Sippe (2. und 3. Keimungsserie)

Bei 22 normalen und bei 27 immerspaltenden Pflanzen wurde in 330 Versuchen der Keimungsprozentsatz geschätzt.

Von den 22 normalen Individuen keimten 21 zu etwa 80—90 %, 1 zu etwa 70 %. Die Auszählung von 6 Versuchen ergab für 1307 Pollenkörner von 4 Pflanzen eine durchschnittliche Keimung von 89,3 %.

Von den 27 immerspaltenden Individuen keimten 2[1]) zu etwa 40—50 %, 2 zu etwa 60 %, 20 zu etwa 70 % und 3 zu etwa 80—90 %. Die Auszählung von 12 Versuchen ergab für 2865 Pollenkörner von 6 Pflanzen eine durchschnittliche Keimung von 69,4 %.

3. Weitere Versuche mit der Sippe „gelb und weiß Kappert" (4. Keimungsserie)

Bei dieser Sippe gelang es auch bei normalen Pflanzen nicht, eine regelmäßige und gleichmäßige Pollenkeimung zu erzielen. Normaler Pollen keimte durchschnittlich zu etwa 80 %, immerspaltender durchschnittlich zu etwa 50 % (110 Versuche).

F. Zusammenfassung und Diskussion

Wir können die Ergebnisse der Untersuchung der Pollenkeimung in vitro kurz wie folgt zusammenfassen:

1. Bei normalen Pflanzen der Sippen „gelb Saunders", „rot Saunders", und „violett" und bei immerspaltenden Pflanzen der Sippen „rosa Saunders", „gelb und weiß Saunders" und „violett" wurde eine regelmäßige Keimung erzielt. Die durchschnittliche Keimung des normalen Pollens beträgt bei fast allen untersuchten Individuen etwa 90 %. Die durchschnittliche Keimung des immerspaltenden Pollens beträgt bei einigen Individuen etwa 50 %[2]),

[1]) Darunter die konstant einfache, aber kurzschotige Pflanze 23 FG von der Konstitution S'S (vgl. S. 418).

[2]) Es muß unentschieden bleiben, ob die bei einigen Individuen beobachtete Keimung von nur 50 % für diese typisch ist oder nur auf den schlechten Zustand der Pflanzen zurückzuführen ist. Das letzte gilt sicherlich für die Mehrzahl dieser Fälle in der 1. Versuchsreihe (vgl. S. 417).

bei den meisten aber etwa 70 (—80) %. Bei 3 Pflanzen wurde sogar eine Keimung von 80—90 % gefunden, diese drei Fälle hoher Keimung sind aber nicht sichergestellt (vgl. S. 418).

2. Bei der Sippe „gelb und weiß Kappert" konnte keine regelmäßige Keimung erhalten werden. Auch bei dieser Sippe ist die Keimung des immerspaltenden Pollens geringer, beträgt aber doch mehr als die Hälfte der Keimung des normalen.

3. Beim immerspaltenden Pollen ist die Zahl der Körner, die nur eine kleine Blase bilden oder platzen, stets höher als beim normalen. Es gelingt weder durch Erschwerung der Wasseraufnahme (Erhöhung der Konzentration in der umgebenden Rohrzuckerlösung), noch durch Zusatz von Extrakt aus Antheren normaler oder immerspaltender Pflanzen den Prozentsatz der platzenden Körner herabzusetzen.

Unsere Versuche über die Pollenkeimung in vitro konnten also die Ergebnisse von Snow (1925) und Waddington (1929) nur in gewisser Hinsicht bestätigen. Es ist zwar die Keimungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geringer als die des normalen, aber im allgemeinen keimt über die Hälfte (durchschnittlich etwa 70 %) des immerspaltenden Pollens. Die Deutung der Versuche von Waddington (1929) (er erhielt beim normalen Pollen 44 %, beim immerspaltenden 19 % durchschnittliche Keimung) durch die Annahme einer potentiellen Keimungsunfähigkeit der *Hälfte* des immerspaltenden Pollens trifft also nicht zu.

Auf Grund der Pollenkeimungsversuche läßt sich noch keine Entscheidung zwischen der Letalitäts- und Konversionserklärung fällen. Das Nichtkeimen bzw. Platzen eines Teiles der immerspaltenden Pollenkörner kann entweder auf einer somatischen oder auf einer gonischen Sterilität beruhen.

Bei Annahme einer durch die genetische Konstitution der Mutter bedingten Sterilität würde keine Ausschaltung bestimmter Pollenkörner erfolgen, sondern der Pollen im ganzen schlechter keimen. Da sich eine zygotisch-subletate Wirkung des Faktors S′ in der geringeren Wüchsigkeit der immerspaltenden Pflanzen zeigt (vgl. S. 394), wäre das Vorkommen einer somatischen Sterilität nicht überraschend und auch nach der Konversionserklärung möglich. Für diese Annahme spricht die bei den Versuchen wiederholt gemachte Erfahrung, daß ungünstige Bedingungen (schlechter Zustand der Pflanze bzw. Blüte, Alter des Pollens) die Keimung des immerspaltenden Pollens in stärkerem Maße als die des normalen herabsetzen.

Bei Annahme gonisch bedingter Sterilität würden die nicht keimenden und platzenden Pollenkörner fast ausschließlich solche mit dem Letalfaktor S′ sein. Man müßte dann schließen, daß der Faktor S′ seine letale Wirkung nicht bei allen Pollenkörnern im gleichen Stadium ausübt. Während der größere Teil (ca. 60 %) der S′-Pollenkörner nicht keimt oder platzt, würde der kleinere Teil (ca. 40 %) noch keimfähig sein. Die S′-Pollenschläuche würden dann aber früher oder später auch gehemmt werden bzw. zugrunde gehen. Dies könnte sich entweder schon in vitro oder erst in vivo — auf dem Wege von der Narbe

zu den Eizellen — nachweisen lassen. Zunächst wurde geprüft, ob sich durch Untersuchung der in vitro gebildeten Pollenschläuche eine Entscheidung über die somatische oder gonische Bedingtheit der Sterilität erbringen läßt.

3. Untersuchung der Pollenschläuche

Im Falle einer gonisch bedingten Sterilität müssen die über 50 % hinaus gekeimten Schläuche des immerspaltenden Pollens den Faktor S′ enthalten. Hemmungserscheinungen sind also nicht bei der Hälfte, sondern nur bei $^2/_7$ der Schläuche zu erwarten. Dadurch wird der Nachweis natürlich sehr erschwert. Eine Hemmung könnte sich entweder in einem langsameren Wachstum oder in einer Degeneration äußern. Beide Möglichkeiten wurden geprüft.

In einigen mehr orientierenden Untersuchungen wurde die Keimungszeit beim normalen und immerspaltenden Pollen verglichen. Wenn man gleich nach der Aussaat in kurzen Zeitabständen beobachtet, zeigt sich, daß nicht alle Pollenkörner gleichzeitig zu keimen anfangen. Ein großer Teil der Körner beginnt etwa 10 Minuten nach der Aussaat mit dem Treiben der Schläuche. Dann erfolgen nach und nach weitere Keimungen, bis etwa nach 2—3 Stunden alle Körner gekeimt sind. Irgendein Unterschied in der Zeitdauer der gesamten Keimung oder in der zeitlichen Aufeinanderfolge der einzelnen Keimungen zwischen den beiden Pollensorten konnte nicht festgestellt werden. Freilich müßten die Untersuchungen in größerem Umfange wiederholt werden, um diese Behauptung sicherzustellen. Jedenfalls erfolgt aber auch beim immerspaltenden Pollen die Keimung nicht in 2 „Schüben", etwa so, daß zuerst $^5/_{10}$ und nach einem gewissen Zeitabstand die restlichen $^2/_{10}$ der Körner keimen.

Ebenso ergaben Untersuchungen der endgültig erreichten Schlauchlänge (also mindestens nach 24 Stunden) keinen Unterschied zwischen beiden Pollensorten. Ein gewisser Teil der Pollenschläuche stellt in allen Kulturen schon sehr bald nach der Keimung das Wachstum ein. Beim immerspaltenden Pollen fanden sich kleine oder sehr kleine Pollenschläuche nicht in größerer Häufigkeit als beim normalen. Auch dieses Ergebnis müßte durch exakte Längenmessungen nachgeprüft werden.

Eingehender wurde die Frage untersucht, ob bei einem Teil der immerspaltenden Schläuche die Kerne vorzeitig degenerieren. Die zytologische Untersuchung der Pollenschläuche wurde mit Hilfe von Vitalfärbungen (vgl. S. 407) und Fixierungen durchgeführt. Auf die Versuche mit Vitalfärbungen soll nicht eingegangen werden. Die geprüften Farbstoffe ergaben nämlich in den Pollenschläuchen eine Kernfärbung erst in einer Konzentration, die schon deutlich schädigend wirkte. Da die Lebendbeobachtung zu keinem Ergebnis führte, mußten Präparate hergestellt werden. Dazu wurden zunächst Pollenschläuche benutzt, die auf einem dünnen Film feuchten Rohrzuckeragars gewachsen waren. Bei diesen Schläuchen bereitete die Fixierung (Flemming und Carnoy), sowie die Färbung keine Schwierigkeiten. Da aber der Keimungsprozentsatz bei dieser Methode zu schwankend und niedrig war (vgl. Kuhn 1937a), mußten Schläuche aus Gelatinekulturen mit „indirekter Wasseraufnahme" untersucht werden.

Es war nicht leicht, eine für die relativ dicke Gelatineschicht geeignete Fixierungs- und Färbemethode zu finden. Befriedigende Resultate wurden nur mit Carnoy-Fixierung und abgekürzter Heidenhainfärbung (10^m Beizen, 10^m Färben) erhalten. Es wurden etwa 100 Präparate von normalen und immerspaltenden Kulturen untersucht. Anhaltspunkte für eine Degeneration der Kerne in einem Teil der immerspaltenden Pollenschläuche ergaben sich nicht. In allen Pollenschläuchen waren die beiden Spermakerne stets vollständig normal ausgebildet.

Die Spermakerne haben ei- bis spindelförmige Gestalt. Reste von Plasma um die Spermakerne konnten mit der benutzten Technik nicht nachgewiesen werden. Der vegetative Kern war — wenn auch meist nur sehr schwach gefärbt — stets aufzufinden. Seine Form ist außerordentlich variabel. Nur ganz selten war der vegetative Kern kugelig oder oval ausgebildet, meistens aber band- bzw. fadenförmig oder ganz unregelmäßig gestaltet. Derartige Formen sind in der Literatur häufig beschrieben worden (vgl. z. B. Fig. 18 bei Wulff 1933, S. 42). Im allgemeinen wird angegeben, daß der vegetative Kern bei der Keimung das Pollenkorn zuerst verläßt und demnach im Pollenschlauch näher an der Spitze liegt als der generative Kern bzw. die Spermakerne. Nicht selten wurden die Kerne aber auch in umgekehrter Reihenfolge gefunden. Dieselbe Beobachtung hat u. a. auch Gotoh (1931, S. 129—130) gemacht.

Das Verhalten der Pollenschläuche in vitro spricht also nicht für die Annahme einer gonisch bedingten Sterilität. Nach den Untersuchungen der Keimungszeit, der Schlauchlänge und der Kerne scheinen alle vom immerspaltenden Pollen gebildeten Schläuche tauglich zu sein. Eine Entscheidung der Frage einer gonisch oder somatisch bedingten Sterilität des immerspaltenden Pollens kann aber nur durch die Untersuchung der Befruchtungsfähigkeit erbracht werden.

V. Abgezählte Bestäubungen

1. Fragestellung und Methodik

Die Befruchtungsfähigkeit des Pollens kann durch Bestäubungen mit einer abgezählten Menge von Pollenkörnern untersucht werden. Wenn auf jede Narbe nicht mehr Pollenkörner gebracht werden, als der Fruchtknoten Samenanlagen enthält, gibt die Zahl der erhaltenen Samen an, wieviel Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind.

Bei Annahme einer somatisch bedingten Sterilität des immerspaltenden Pollens wäre zu erwarten, daß die zu 70 % keimfähigen Pollenkörner sämtlich zur Befruchtung gelangen. Wenn aber gonisch bedingte Sterilität vorliegt, müssen auch die über 50 % hinaus keimfähigen — also die S′-Pollenkörner — in irgendeiner Form gehemmt sein. Entweder sind diese überhaupt nicht befruchtungsfähig, so daß im ganzen die Hälfte des immerspaltenden Pollens bei der Befruchtung ausgeschaltet wird. Oder aber die selektive Sterilität äußert sich nur in einer im Vergleich zu den s-Pollenschläuchen herabgesetzten Wachstumsgeschwindigkeit der S′-Pollenschläuche.

Durch die Annahme eines lediglich herabgesetzten Pollenschlauchwachstums der S′-Pollenkörner ließe sich auch das züchterische Verhalten im Rahmen der Letalitätserklärung deuten. Bei gewöhnlicher (reichlicher) Bestäubung würden die S′-Pollenschläuche infolge der starken Konkurrenz keine unbefruchtete Eizelle vorfinden — und daher nicht zur Befruchtung gelangen. Die Erklärung des züchterischen Verhaltens durch eine Pollenschlauchkonkurrenz hat allerdings nicht sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich, da eine eigentliche Konkurrenzstrecke — nämlich ein Griffel — fehlt. Auch diese Annahme kann durch die Methode der abgezählten Bestäubungen geprüft werden. Da hier die Konkurrenz der Pollenschläuche um die Eizellen aufgehoben ist, muß mindestens ein Teil der S′-Pollenschläuche zur Befruchtung gelangen. Durch Untersuchung der Nachkommenschaft läßt sich feststellen, ob das der Fall ist.

Fig. 1. Gebogene Glasnadel mit Pollenkörnern, auf einem Glasrohr aufgeschmolzen (schematisch).

Zu den Bestäubungen durften nicht mehr als etwa 50 Pollenkörner verwendet werden, da der Fruchtknoten bei *Matthiola* zwischen 40—56 Samenanlagen (durchschnittlich etwa 48[1])) enthält.

Voraussetzung für eine erfolgreiche Durchführung der abgezählten Bestäubungen war, daß schon bei Befruchtung nur weniger (möglichst einer) Samenanlagen normale Fruchtentwicklung stattfindet. Bei den meisten Pflanzen mit mehrsamigen Fruchtknoten ist aber bekanntlich zur Auslösung der Fruchtbildung ein gewisses „Reifungsminimum" erforderlich. Als Reifungsminimum bezeichnet Correns (1916, S. 19; Ges. Abhlg. 39, S. 791) den Wert des Quotienten $\frac{\text{befruchtete Samenanlagen}}{\text{vorhandene Samenanlagen}}$, „bei dem eben Fruchtbildung mit einzelnen reifen Samen eintritt". Aus den Ergebnissen von Snow (1924, 1925) und aus eigenen Vorversuchen ging hervor, daß bei *Matthiola* Fruchtentwicklung schon bei Anwesenheit nur eines Samens stattfindet, das Reifungsminimum also keine Rolle spielt.

In Vorversuchen (Herbst 1932) wurde ermittelt, daß abgezählte Bestäubungen mit einer haarfeinen, gebogenen Glasnadel[2]) (Fig. 1) mit gutem Erfolg ausgeführt werden können. Die Klebrigkeit des Pollens ist einerseits groß genug, um ein sicheres Haften an der Nadel zu gewährleisten, andererseits auch nicht zu stark, so daß ein leichtes Abstreifen der Körner auf der Narbe möglich ist.

[1]) Die Zahl der Samenanlagen wurde bei verschiedenen Sippen, die sich z. T. erheblich in der Schotenlänge unterschieden, untersucht. Offenbar ist die Anzahl der Samenanlagen unabhängig von der Schotenlänge. Bei allen Sippen wurde ungefähr der gleiche Durchschnittswert gefunden. Snow (1924, S. 318) gibt dagegen an, daß „the ovaries contain from 35 to 60 ovules".

[2]) Sehr dünne Glasfäden wurden entweder selbst hergestellt, oder es wurden Glashaare (aus Glaswolle) benutzt. Die Dicke der Nadel entsprach etwa dem längeren Durchmesser eines Pollenkorns. Die fertige Nadel wurde auf einem Halter (Glasrohr) aufgeschmolzen.

Der zu übertragende Pollen wird auf einem Objektträger so verteilt, daß die Körner nach Möglichkeit einzeln liegen. Unter dem Binokular[1]), bei etwa 48facher Vergrößerung kann mit dem gebogenen Teil der Nadel eine genau bestimmbare Zahl von Pollenkörnern aufgenommen werden. Die Glasnadel ist so elastisch, daß der Pollen bei dieser Manipulation nicht gedrückt wird. Die Nadel wird auf der Narbe abgestrichen und danach unter dem Binokular ausgezählt, wieviele Körner sich noch auf der Nadel befinden. — Es ist nicht ausgeschlossen, daß mitunter die Glasnadel an ein und derselben Narbenstelle abgestreift wurde und dadurch Schädigungen der Pollenkörner und auch der Narbenpapillen eingetreten sind.

Es wurden entweder 40 oder 50 Pollenkörner auf die Narbe gebracht. Dazu müssen mehrere Übertragungen vorgenommen werden. Die Zahl der Pollenkörner bei jeder einzelnen Übertragung schwankte etwa zwischen 5 und 20. Die Pollenkörner werden sich also in kleineren oder größeren Haufen auf der Narbe befunden haben. Denkbar wäre, daß durch das Zusammenliegen einer größeren Zahl von Pollenkörnern entweder eine Förderung oder eine Hemmung der Keimung bzw. des Schlauchwachstums eintritt. — Die Summe der übertragenen Pollenkörner war nicht in jedem Falle genau 40 bzw. 50, sondern schwankte um etwa $\pm$ 3.

Für die Untersuchungen wurden ausschließlich die beiden von Kappert stammenden Sippen VI „violett“ (vgl. S. 401) und V „gelb und weiß“[2]) (vgl. S. 400) benutzt, weil bei diesen, sehr nahe miteinander verwandte normale und immerspaltende Pflanzen zur Verfügung standen. In den Jahren 1933 und 1934 wurden mehrere Versuchsreihen mit abgezählten Bestäubungen durchgeführt. Die Versuchspflanzen wurden in Töpfen kultiviert. Die Aussaat erfolgte bei den normalen und immerspaltenden Pflanzen stets gleichzeitig[3]) und die weitere Behandlung gleichartig. Über die Kultur und die züchterische Analyse der Versuchspflanzen ist auf S. 403—407 nachzulesen. Zu den Versuchen wurden jeweils die kräftigsten Pflanzen und „besten“ Blüten ausgewählt.

In der Hauptsache sollte die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens mit der des normalen verglichen werden. Zu diesen Versuchen wurden als Mutterpflanzen meist normale benutzt, da die immerspaltenden ja im ganzen schwächlicher als diese sind. Zur Prüfung der Annahme einer Pollenschlauchkonkurrenz sollten auch Nachkommenschaften aus der Kreuzung immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂ aufgezogen werden. Derartige Bestäubungen wurden z. T. auch nur für diesen Zweck, also ohne Vergleich mit normalem Pollen, vorgenommen.

---

[1]) Benutzt wurde ein binokulares Präpariermikroskop von Leitz mit Schnellwechseleinrichtung und Weitwinkel-Okularen.

[2]) Diese Sippe wird im folgenden nach der Blütenfarbe der einfachen Pflanzen abgekürzt als weiß bezeichnet.

[3]) Gerade dadurch kamen die normalen Individuen etwas früher als die immerspaltenden zur Blüte (vgl. S. 394). Unvorhergesehener Weise waren infolgedessen in einem Falle die beiderlei Pflanzen ungleich gut entwickelt (siehe unten S. 447).

Die Bestäubungen wurden in einem verhältnismäßig kühlen, nach Norden gelegenen Versuchshaus ausgeführt. Das Gewächshaus war durch Gazefenster gegen Insektenbesuch gesichert, so daß ein Schützen der Blüten nicht notwendig war. Alle nicht zu den Versuchen benutzten Blüten wurden täglich vor dem Aufblühen entfernt.

Es wurde selbstverständlich dafür Sorge getragen, daß vergleichende Bestäubungen mit den beiden Pollensorten stets unter möglichst gleichen Bedingungen erfolgten. Die günstigsten Versuchsbedingungen für abgezählte Bestäubungen mußten zunächst ermittelt werden. Bei der I. Versuchsserie wurde daher außer den beiden Pollensorten eine Reihe von Versuchsfaktoren geprüft. In den späteren Serien erfolgten die Bestäubungen dann mehr und mehr unter gleichmäßigen Bedingungen.

In beschränktem Umfange wurde der Einfluß des Blüten- bzw. Narbenalters geprüft.

Weiterhin war zu untersuchen, welche Narbenstelle die günstigsten Ergebnisse liefert. Auf den Bau der Narbe muß kurz eingegangen werden (vgl. dazu Saunders 1923, S. 452). Der oberste Teil des Fruchtknotens ist vollständig mit Narbengewebe bedeckt. Ein Griffel fehlt. Die Narbenfläche gliedert sich in 4 Zonen, 2 mediane und 2 laterale. Die medianen Narbenzonen werden von zwei knopf- oder hornförmigen Fortsätzen des Fruchtknotens gebildet und sind mit kurzen Narbenpapillen versehen. Diese Fortsätze sind nach Saunders Verlängerungen der beiden Wandnähte. Zwischen den beiden Fortsätzen befindet sich — jedenfalls bei der weißen Sippe — eine kraterartige Vertiefung, die vielleicht einen Griffelkanal darstellt. Die seitlichen Narbenzonen befinden sich über den Klappen (Valven), sie sind mit langen Narbenpapillen bedeckt und daher als die eigentlichen Narben aufzufassen. Die beiden „Hauptnarben" stehen also nicht kommissural d. h. über den Wandnähten, wie sonst bei den *Cruciferen*.

Es war anzunehmen, daß auf den lateralen „Hauptnarben" mit ihren langen Papillen die beste Pollenkeimung erfolgt. Es bestand aber auch die Möglichkeit, daß die Pollenkörner auf den medianen „Nebennarben" wegen der günstigen Lage zur Fruchtknotenhöhle leichter zu den Eizellen gelangen. Daher wurden sowohl die lateralen als auch die medianen Narbenstellen geprüft. Bei Bestäubung der lateralen Narbenflächen (kurz als „Seiten" bezeichnet) wurde auf jede Seite die Hälfte der insgesamt zu übertragenden Pollenmenge gebracht. Bei Bestäubung der medianen Fortsätze (kurz als „Mitte" bezeichnet) wurden sämtliche Pollenkörner auf die oberen und inneren Teile der beiden Fortsätze verteilt, also etwa in die Mitte der gesamten Narbenfläche gebracht.

Weiter war zu untersuchen, welcher „Zustand" des Pollens am günstigsten war. Es wurde der Einfluß von „frischem" und „trockenem" Pollen geprüft. „Trockener" Pollen wurde gewählt, weil er bei der Pollenkeimung in vitro ausgezeichnete Keimung ergeben hatte. „Frischer" Pollen wurde unmittelbar vor der Bestäubung aus eben sich öffnenden Antheren entnommen. Mit einer Probe frischen Pollens wurden meist 4 Blüten nacheinander bestäubt (Zeitdauer etwa 2 Stunden). „Trockener" Pollen wurde ebenfalls aus eben

sich öffnenden Antheren entnommen und dann 1 Tag in Doppelschälchen im Laboratorium aufbewahrt.

Über die Kastration sind einige Bemerkungen zu machen. Natürlich wurde darauf geachtet, daß die entfernten Antheren noch geschlossen waren. Aber auch mit der Lupe läßt sich nicht immer einwandfrei feststellen, ob schon Spuren von Pollen herausgetreten sind. In manchen Bestäubungsserien mußten gezwungenermaßen Blüten verschiedenen Alters kastriert werden, weil die Zahl der täglich an einer einzelnen Pflanze aufblühenden Knospen nicht sehr groß ist. Da die Narbe um so frischer bleibt, je später die Kastration erfolgt, durften aber allzu junge Knospen nicht verwendet werden. Sehr häufig wurden daher Blüten benutzt, bei denen die Antheren dicht vor dem Aufspringen standen. Unter diesen Umständen und in Anbetracht der großen Zahl der täglich zu kastrierenden Blüten, war damit zu rechnen, daß in einigen Fällen Blüten bestäubt wurden, bei denen die Antheren schon Spuren von Pollen entlassen hatten.

Es wurde daher an jedem Tage und an jeder Mutterpflanze durchschnittlich von je 3 kastrierten Blüten eine unbestäubt gelassen, um eine Kontrolle über die Sicherheit der Kastration zu haben. Die in den Kontrollblüten entstandenen Samen wurden ausgezählt. Daraus wird für jede Bestäubungsserie bzw. Gruppe von Mutterpflanzen der Mittelwert berechnet und als Kastrationsfehler bezeichnet.

Da jede Bestäubungsserie an Pflanzen aus verschiedenen Aussaaten oder zu verschiedener Zeit und z. T. mit verschiedener Methodik ausgeführt wurde, sollen die einzelnen Serien getrennt behandelt werden. Zur Beurteilung der Sicherheit der Ergebnisse ist es nötig, die Versuchsbedingungen jeweils eingehend zu besprechen.

Die Ergebnisse bei den vergleichenden Bestäubungen mit normalem und immerspaltendem Pollen werden in Abschnitt 2, bei den Bestäubungen immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂ in Abschnitt 3 dargestellt. Dann folgt eine zusammenfassende Besprechung der Bestäubungsergebnisse in methodischer Hinsicht (Abschnitt 4). Die Untersuchungen über die Stellung der Samen in der Frucht werden in Abschnitt 5, über die Nachkommenschaft in Abschnitt 6 mitgeteilt und besprochen. Zum Schluß wird die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens diskutiert (Abschnitt 7).

2. Vergleichende Bestäubungen mit normalem und immerspaltendem Pollen

A. Auswertung der Ergebnisse

Bei jeder Kreuzung wird die Variationsreihe der pro Blüte erhaltenen Samen angegeben. Daraus wird die Standardabweichung (Streuung) σ und der Mittelwert mit dem einfachen mittleren Fehler ($M \pm m$) berechnet. Aus dem Mittelwert der Samenzahl pro Blüte und der Zahl der auf jede Blüte gebrachten

Pollenkörner kann die Prozentzahl der im Durchschnitt zur Befruchtung gelangten Pollenkörner berechnet werden[1]).

Zum Vergleich der Befruchtungsfähigkeit der beiden Pollensorten können aber die Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte selbst genommen werden, da in jeder Bestäubungsserie die Zahl der Pollenkörner bei beiden Pollensorten die gleiche war. Es wird die Differenz und ihr mittlerer Fehler berechnet. Meistens ist der Mittelwert für den normalen Pollen höher als für den immerspaltenden, die Differenz wird dann als positiv bezeichnet.

Die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens im Verhältnis zu der des normalen wird in Prozenten ausgedrückt und kurz als relative Befruchtungsfähigkeit bezeichnet.

Unter Berücksichtigung der mittleren Fehler beider Mittelwerte wird der Fehlerspielraum der relativen Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens berechnet: die untere Grenze stellt das Verhältnis $\frac{\text{niedrigst möglicher Wert für immerspaltend}}{\text{höchst möglicher Wert für normal}}$, die obere Grenze das Verhältnis $\frac{\text{höchst möglicher Wert für immerspaltend}}{\text{niedrigst möglicher Wert für normal}}$ dar. Schon bei Zugrundelegung nur der zweifachen mittleren Fehler ist in den meisten Fällen dieser Spielraum so groß, daß sich keine bindenden Aussagen über die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens machen lassen.

B. Die I. Bestäubungsserie (Mai 1933)

a) Allgemeines

Die I. Serie abgezählter Bestäubungen wurde vom 9. V. bis 26. V. 1933 gleichzeitig bei der violetten und bei der weißen Sippe ausgeführt. Die Versuchspflanzen wurden am 2. II. 1933 ausgesät und im Gegensatz zu den späteren Versuchen (vgl. S. 403) von Anfang an im Gewächshaus kultiviert. Bei beiden Sippen wurden hauptsächlich normale Pflanzen mit normalem und immerspaltendem, sowie — in geringem Umfange — immerspaltende Pflanzen mit immerspaltendem Pollen bestäubt. In jeder dieser 6 Kreuzungen wurde auf viererlei Weise bestäubt, und zwar abwechselnd: 1. die Narbenseiten mit frischem Pollen, 2. die Narbenmitte mit frischem Pollen, 3. die Narbenseiten mit trockenem Pollen, 4. die Narbenmitte mit trockenem Pollen. Es wurde angestrebt, gelang aber nicht völlig, die 6 Kreuzungen und die 4 Bestäubungsarten in regelmäßiger Reihenfolge durchzuführen. Im allgemeinen wurde an jedem Tage entweder nur mit normalem oder nur mit immerspaltendem Pollen bestäubt und nur eine Bestäubungsart angewandt.

Um ein leichtes und sicheres Kastrieren möglich zu machen, wurden die Kelchblätter ganz und die Blütenblätter mit Ausnahme des „Nagels" entfernt.

Es wurden verschieden alte Blüten kastriert. Bei den jüngsten noch benutzten, ragten die Blütenblätter erst etwa 1 mm, bei den ältesten etwa 1 cm

[1]) Es ist anzunehmen, daß alle befruchteten Samenanlagen sich weiter entwickelt haben, da keine tauben oder unvollständig ausgebildeten Samen gefunden wurden.

über den Kelch hervor; bei letzteren standen die Antheren kurz vor dem Öffnen. Bestäubt wurde in der Regel 2 Tage (seltener 1 oder auch 3 Tage) nach der Kastration. Die Narben waren zur Zeit der Bestäubung verschieden weit entwickelt, je nach dem Alter der Blüte zur Zeit der Kastration und je nach der seitdem verstrichenen Zeit. Nach dem Aussehen wurden 5 verschiedene Altersstufen: alt, mittel bis alt, mittel, mittel bis jung und jung unterschieden. Es war aber nicht möglich, benachbarte Altersstufen mit Sicherheit voneinander abzugrenzen. Die verschieden alten Narben konnten nicht nach einem bestimmten Plan bestäubt werden, da die Altersstufen ungleich häufig vertreten waren.

Zunächst sollen nun einige methodische Ergebnisse mitgeteilt werden, die sich auf die Gesamtheit der 268 in 6 Kreuzungen bestäubten Blüten beziehen.

Das Wetter war während der Versuche im ganzen ausgesprochen ungünstig. Bei Beginn der Versuche (9. und 10. V.) war es warm und sonnig, später meist regnerisch und kalt. An einigen Tagen mußte im Gewächshause geheizt werden. Die durchschnittliche Samenzahl pro Blüte lag an den einzelnen Bestäubungstagen sehr verschieden hoch. An den beiden ersten wurden die höchsten Werte (bis zu 15—20 Samen pro Blüte im Durchschnitt) erhalten, an allen folgenden Tagen waren die Gesamtergebnisse sehr viel niedriger. Man kann wohl annehmen, daß die guten Ergebnisse am 9. und 10. V. auf das warme und sonnige Wetter zurückzuführen sind.

Die Gesamtergebnisse für die 4 verschiedenen Bestäubungsarten werden in Tabelle 17 angeführt.

Tabelle 17

Einfluß verschiedener Bestäubungsarten. Gesamtergebnisse der I. Serie

	Mittelwert der Samenzahl pro Blüte (n = Zahl der Blüten)
Narbenseiten, frischer Pollen	8,17 (n = 70)
„ , trockener Pollen	5,64 (n = 64)
Narbenmitte, frischer Pollen	4,08 (n = 71)
„ , trockener Pollen	3,48 (n = 63)

Das beste Ergebnis gab die Bestäubung der Narbenseiten mit frischem Pollen, das schlechteste die Bestäubung der Narbenmitte mit trockenem Pollen. Der Einfluß der verschiedenen Bestäubungsarten auf das Ergebnis wird am deutlichsten, wenn man die beiden Alternativen, Narbenseiten—Narbenmitte und frischer—trockener Pollen für sich betrachtet:

Die Bestäubung der Narbenseiten gab 6,96 Samen pro Blüte (n = 134), der Narbenmitte dagegen nur 3,80 (n = 134). Zweifellos liefert also die Bestäubung der Narbenseiten bessere Ergebnisse als die der Narbenmitte.

Die Bestäubung mit frischem Pollen ergab 6,12 Samen pro Blüte (n = 141), mit trockenem nur 4,57 (n = 127). Mit großer Wahrscheinlichkeit ergibt sich also, daß frischer Pollen günstiger als trockener ist.

Die Gesamtergebnisse für verschieden alte Narben werden in Tabelle 18 angeführt.

Tabelle 18
Einfluß des Narbenalters. Gesamtergebnisse der I. Serie

	Mittelwert der Samenzahl pro Blüte (n = Zahl der Blüten)
Narbe alt	6,11 (n = 27)
„ mittel bis alt	6,70 (n = 46)
„ mittel	5,13 (n = 115)
„ mittel bis jung	4,57 (n = 70)
„ jung	5,90 (n = 10)

Das Alter der Narbe hat demnach innerhalb der geprüften Grenzen keinen großen Einfluß auf das Ergebnis. Wenn man die Altersstufen „alt" und „jung" wegen zu kleiner Blütenzahlen außer Betracht läßt, scheinen die Ergebnisse dafür zu sprechen, daß mit zunehmendem Narbenalter die Samenzahl ansteigt.

Wir gehen jetzt zur Besprechung der Einzelergebnisse bei beiden Sippen über.

b) Die violette Sippe

Zur Verfügung standen 18 einfache Individuen aus der 3 : 1 spaltenden Familie **24** und 14 einfache aus der 1 : 1 spaltenden Familie **23**. Blütebeginn: Ende April. Alle Pflanzen waren kräftig entwickelt und blühten bei Beginn, sowie während der ganzen Dauer des Versuches reichlich.

Auf 9 Mutterpflanzen der Familie **24** wurden 55 Blüten mit dem Pollen von 8 Pflanzen der Familie **24** und 56 Blüten mit dem Pollen von 7 Pflanzen der Familie **23** bestäubt. Auf den 9 Mutterpflanzen der Familie **24** blieben 89 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten nur 4 an und lieferten 3 × 1 und 1 × 6 = 9 Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,10 Samen pro Blüte.

Auf 8 Mutterpflanzen der Familie **23** wurden 24 Blüten mit dem Pollen von 7 Pflanzen der Familie **23** bestäubt. Auf den 8 Mutterpflanzen der Familie **23** blieben 37 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Diese blieben alle ohne Ansatz. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte.

Von den 9 Mutterpflanzen aus der normalen Familie **24** dienten 8 auch als Pollenlieferanten. Diese 9 Versuchspflanzen erwiesen sich später alle als langschotig. Von 3 Versuchspflanzen wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, von denen zwei konstant einfach waren (Tab. 3, Nr. 7 und 8) und eine im Verhältnis 3 : 1 (Tab. 3, Nr. 3) spaltete. — Die 8 Mutterpflanzen aus der immerspaltenden Familie **23** wurden auch als Pollenlieferanten benutzt. Von diesen 8 Versuchspflanzen erwiesen sich später nur 7 als kurzschotig, 1 (23 AD) dagegen als langschotig. Zwei kurzschotige Versuchspflanzen gaben 1 : 1 spaltende Nach-

kommenschaften (Tab. 4, Nr. 3 und 4), die langschotige dagegen eine 3 : 1 spaltende Nachkommenschaft (Tab. 4, Nr. 6).

Bei den Versuchen war also eine Pflanze für immerspaltend gehalten worden, die sich später als normales „Ausnahme-Individuum" von der Konstitution Ss herausstellte. Mit dem Pollen von 23 AD wurden 10 Blüten auf normalen Pflanzen bestäubt. Dadurch erhöht sich die Zahl der auf normalen Mutterpflanzen mit normalem Pollen bestäubten Blüten von 55 auf 65, während die Zahl der mit immerspaltendem Pollen bestäubten von 56 auf 46 sinkt. — Mit dem Pollen von 23 AD wurden ferner 6 Blüten auf immerspaltenden Pflanzen bestäubt, so daß die Zahl der auf immerspaltenden Pflanzen mit immerspaltendem Pollen bestäubten Blüten von 24 auf 18 sinkt. — Auf der Mutterpflanze 23 AD wurden nur 2 Blüten bestäubt, die beide 0 Samen ergaben und daher das Ergebnis nicht beeinflussen.

Die Ergebnisse für die 3 Kreuzungen werden in Tabelle 19 angeführt. Auf normalen Pflanzen gab normaler Pollen 8,4, immerspaltender 4,2 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 40 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 21 % bzw. 11 % befruchtet. — Auf immerspaltenden Pflanzen gab immerspaltender Pollen 3,1 Samen pro Blüte im Durchschnitt, also etwas weniger als auf normalen Pflanzen.

Für den Vergleich der Befruchtungsfähigkeit der beiden Pollensorten beschränken wir uns auf die umfangreicheren Bestäubungen normaler Mutterpflanzen. Der Kastrationsfehler von 0,10 Samen pro Blüte kann vernachlässigt werden. — Die Differenz der Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte beträgt $+ 4{,}12$, ihr mittlerer Fehler $\pm 1{,}17$. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 3{,}53$; die Differenz ist also ganz sicher. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 50,8%, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 25 % und 88 % liegen.

Bei den Bestäubungsarten „Narbenseiten, frischer Pollen" und „Narbenseiten,

Tabelle 19. Abgezählte Bestäubungen. I. Serie, violette Sippe

Kreuzung	Blüten mit 0 Samen: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
normal ♀ × normal ♂	2	4	6	4	4	6	5	3	4	5	2	5	4	1	1	1	1	.	.	1	2	.	.	1	1	2	.	.	1	.	.	.	65	8,35±0,79	*20,9*	0,10
normal ♀ × immerspaltend ♂	11	10	5	2	1	2	4	3	1	2	4	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	46	4,24±0,86	*10,6*	„
immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	10	2	2	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	18	3,11±1,37	*7,8*	0,0

trockener Pollen" zeigt sich etwa die gleiche Differenz zwischen normalem und immerspaltendem Pollen wie bei allen Bestäubungen zusammen. Die ungünstigen Bestäubungsarten „Narbenmitte, frischer Pollen" und „Narbenmitte, trockener Pollen", setzen aber die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in weit stärkerem Maße herab als die des normalen. Es soll jedoch darauf nicht näher eingegangen werden, da die bei beiden Pollensorten verschieden große Zahl bestäubter Blüten hier besonders stark ins Gewicht fällt.

c) Die weiße Sippe

Zur Verfügung standen 10 einfache Individuen der konstant einfachen Familie **11** und 13 einfache aus der 1 : 1 spaltenden Familie **14**. Blütebeginn: Anfang Mai, also etwas später als die violette Sippe. Alle Pflanzen waren kräftig entwickelt, blühten aber bei Versuchsbeginn noch nicht sehr reichlich. In vielen Blüten wurden die Fruchtknoten bald nach der Kastration gelb und vertrockneten frühzeitig, wahrscheinlich als Folge der Entfernung der Blütenblätter. Solche Blüten, sowohl bestäubte als auch „Kontrollen", wurden nicht mitgerechnet.

Auf 9 Mutterpflanzen der Familie **11** wurden 52 Blüten mit dem Pollen von 9 Pflanzen der Familie **11** und 52 Blüten mit dem Pollen von 8 Pflanzen der Familie **14** bestäubt. Auf den 9 Mutterpflanzen der Familie **11** blieben 76 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten 5 an und lieferten 1×1, 1×2, 2×3 und $1 \times 4 = 13$ Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,17 Samen pro Blüte.

Auf 10 Mutterpflanzen der Familie **14** wurden 29 Blüten mit dem Pollen von 7 Pflanzen der Familie **14** bestäubt. Auf den 10 Mutterpflanzen der Familie **14** blieben 18 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten keine an. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte.

Die 9 Mutterpflanzen aus der normalen Familie **11** wurden auch als Pollenlieferanten benutzt. Diese 9 Versuchspflanzen waren alle langschotig. — Von den 10 Mutterpflanzen aus der immerspaltenden Familie **14** dienten 9 auch als Pollenlieferanten. Diese 10 Versuchspflanzen erwiesen sich später alle als kurzschotig.

Die Gesamtergebnisse für die 3 Kreuzungen werden in Tabelle 20 (obere Hälfte) aufgeführt. Auf normalen Pflanzen gab normaler Pollen 6,2, immerspaltender 3,6 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 40 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 16 % bzw. 9 % befruchtet. — Auf immerspaltenden Pflanzen gab immerspaltender Pollen 2,9 Samen pro Blüte im Durchschnitt, also nur etwas weniger als auf normalen Pflanzen.

Für den Vergleich der Befruchtungsfähigkeit der beiden Pollensorten beschränken wir uns wieder auf die umfangreicheren Bestäubungen normaler Mutterpflanzen. Der Kastrationsfehler von 0,17 Samen pro Blüte kann vernachlässigt werden. — Die Differenz der Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte beträgt + 2,62, ihr mittlerer Fehler $\pm$ 1,01. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 2{,}59$; die Differenz ist also noch mit großer Wahrscheinlichkeit gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 57,9 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 34 % und 103 % liegen.

Tabelle 20. Abgezählte Bestäubungen. I. Serie, weiße Sippe

Kreuzung	Blüten mit 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 Samen	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
A. Gesamt: Bestäubungen der Narbenseiten und Narbenmitte mit frischem und trockenem Pollen					
normal ♀ × normal ♂	10 10 3 2 4 1 3 1 3 . . 4 1 . 3 2 1 . . . 1 1 . 2	52	6,21±0,92	*15,5*	0,17
normal ♀ × immerspaltend ♂	5 14 9 4 3 1 5 3 3 1 2 2	52	3,60±0,44	*9,0*	„
immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	6 3 6 4 3 2 2 2 . 1	29	2,90±0,45	*7,2*	0,0
B. Teilergebnis: Bestäubungen der Narbenseiten mit frischem und trockenem Pollen und der Narbenmitte mit frischem Pollen					
normal ♀ × normal ♂	9 10 2 1 2 . 2 . 3 . . 3 . . 2 1 . . . . 1 1 . 2	39	5,74±1,12	*14,4*	0,17
normal ♀ × immerspaltend ♂	3 11 3 4 2 1 5 3 3 1 2 2	40	4,20±0,53	*10,5*	„

Tabelle 21
Mittelwert der Samenzahl pro Blüte bei verschiedenen Bestäubungsarten. I. Serie, weiße Sippe
(n = Zahl der Blüten)

Kreuzung	Gesamt	Narbenseiten, frischer Pollen	Narbenmitte, frischer Pollen	Narbenseiten, trockener Pollen	Narbenmitte, trockener Pollen	Frischer Pollen	Trockener Pollen	Narbenseiten	Narbenmitte
normal × normal	6,21 (n = 52) *100%*	8,3 (n = 13) *100%*	4,1 (n = 14) *100%*	4,8 (n = 12) *100%*	7,6 (n = 13) *100%*	6,15 (n = 27) *100%*	6,28 (n = 25) *100%*	6,64 (n = 25) *100%*	5,82 (n = 27) *100%*
normal × immerspaltend . .	3,60 (n = 52) *57,9%*	5,7 (n = 13) *68,7%*	3,5 (n = 14) *85,4%*	3.5 (n = 13) *72,9%*	1,6 (n = 12) *21,0%*	4,56 (n = 27) *74,2%*	2,56 (n = 25) *40,7%*	4,58 (n = 26) *69,0%*	2,58 (n = 26) *44,3%*

Betrachtet man die Ergebnisse nach den 4 Bestäubungsarten getrennt (Tab. 21), so ergeben sich verschiedene Werte für die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens. Die Differenz zwischen normalem und immerspaltendem Pollen ist größer bei der Bestäubungsart „Narbenmitte, trockener Pollen" und geringer bei den 3 anderen Bestäubungsarten als im gesamten. Wenn man die beiden Alternativen („Narbenseiten"—„Narbenmitte" und „frischer Pollen"—„trockener Pollen") für sich betrachtet, zeigt sich, daß die ungünstigen Bestäubungsbedingungen „Narbenmitte" und „trockener Pollen" die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in stärkerem Maße als die des normalen herabsetzen.

Selbstverständlich können für die Beurteilung der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur die für diesen günstigsten Bedingungen (also hier: „Narbenseiten und frischer Pollen", „Narbenseiten und trockener Pollen", sowie „Narbenmitte und frischer Pollen") maßgebend sein. Die Teilergebnisse für diese 3 Bestäubungsarten bei den Kreuzungen normal ♀ × normal ♂ und normal ♀ × immerspaltend ♂ sind in der unteren Hälfte der Tabelle 20 aufgeführt. Normaler Pollen gab 5,7, immerspaltender 4,2 Samen pro Blüte im Mittel. Die Differenz der Mittelwerte beträgt + 1,54, ihr mittlerer Fehler ± 1,24. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 1{,}24$; die Differenz ist also nicht gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 73,2 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 39 % und 150 % liegen.

d) Vergleich der Ergebnisse bei der violetten und weißen Sippe

Mit normalem Pollen wurden bei der violetten Sippe 8,4 Samen pro Blüte (= 21 % der Pollenkörner), bei der weißen Sippe dagegen nur 6,2 (= 16 %) erhalten. Es war zunächst überraschend, daß gerade die im Wuchs kräftigere, weiße Sippe ein schlechteres Ergebnis hatte. Der Unterschied geht wahrscheinlich auf die bei dieser Serie angewandte Kastrationsmethode zurück. Durch das Entfernen der Blütenblätter trockneten die Narben der weißen, unbehaarten Sippe stärker aus als die der violetten, behaarten.

C. Die II. Bestäubungsserie (Juni/Juli 1933)

a) Allgemeines

Die II. Serie abgezählter Bestäubungen wurde vom 24. VI. bis 11. VII. 1933 bei der weißen und bei der violetten Sippe ausgeführt. Die Versuchspflanzen wurden am 4. IV. 1933 ausgesät. Die Bestäubungen bei beiden Sippen erfolgten nacheinander, zuerst bei der weißen und anschließend bei der violetten Sippe. Bei beiden Sippen wurden ausschließlich normale Mutterpflanzen benutzt und mit normalem und immerspaltendem Pollen bestäubt. Auf Grund der Erfahrungen bei der I. Serie wurden nur noch die Narbenseiten bestäubt. Der Einfluß des Pollenzustandes sollte aber noch einmal geprüft werden, daher wurde wieder abwechselnd mit frischem und trockenem Pollen bestäubt. Der

trockene Pollen stammte stets aus derselben Blüte, die am Vortage frischen Pollen geliefert hatte. Da gleichzeitig nur 2 Kreuzungen mit 2 Bestäubungsarten durchgeführt werden mußten, ließ sich eine regelmäßige Reihenfolge einhalten. An jedem Tage wurden je 8 Blüten mit normalem und mit immerspaltendem Pollen bestäubt, wobei mit der Aufeinanderfolge täglich abgewechselt wurde. An jedem Tage wurde entweder nur frischer oder nur trockener Pollen verwendet. An ein und derselben Mutterpflanze wurde täglich je eine Blüte mit normalem und mit immerspaltendem Pollen belegt.

Auf Grund der Ergebnisse bei der I. Serie wurden bei der Kastration Blüten- und Kelchblätter nicht entfernt. Um jede Austrocknung der Narbe zu vermeiden, wurden sogleich nach erfolgter Kastration die Blüten- und Kelchblätter wieder zusammengelegt und die ganze Blüte mit einem Stanniolhütchen[1]) geschützt. Jede Blüte wurde am 2. Tag nach der Kastration vom Stanniolhütchen wieder befreit und gewöhnlich am 3. Tag bestäubt. — Wie bei der I. Serie wurden verschieden alte Blüten kastriert und verschieden alte Narben bestäubt.

Zunächst sollen wieder einige methodische Ergebnisse mitgeteilt werden, die sich auf die Gesamtheit der 247 in 4 Kreuzungen bestäubten Blüten beziehen.

Das Wetter war während der Versuchsdauer im ganzen recht günstig. An den beiden ersten Bestäubungstagen (24. VI. und 25. VI.) war es bedeckt, z. T. auch kühl und regnerisch. An allen folgenden Tagen war es warm bis sehr warm und meistens sonnig. Der Durchschnittswert der Samenzahl pro Blüte schwankte an den einzelnen Bestäubungstagen nicht ganz so stark wie bei der I. Serie. An den beiden ersten Tagen wurden die niedrigsten, an allen folgenden Tagen meist höhere Werte erhalten. Auch bei dieser Serie zeigte sich also, daß kühles und regnerisches Wetter für das Gelingen der Bestäubungen nicht günstig ist.

Wir betrachten nun die Gesamtergebnisse für die beiden Bestäubungsarten. Die Bestäubung mit frischem Pollen ergab 8,85 Samen pro Blüte (n = 133), mit trockenem dagegen 6,95 (n = 114). Wie bei der I. Serie gab also frischer Pollen bessere Ergebnisse als trockener.

Die Gesamtergebnisse für verschieden alte Narben werden in Tabelle 22 angeführt.

Auch hier hat das Alter der Narben innerhalb der geprüften Grenzen keinen großen Einfluß auf das Ergebnis. Die beiden Altersstufen „alt“ und „jung“ müssen wegen zu kleiner Blütenzahlen außer Betracht bleiben. Im Gegensatz zu der I. Serie scheinen aber die Altersstufen „jung bis mittel“ und „mittel“ eine höhere Samenzahl als die Altersstufe „mittel bis alt“ zu ergeben.

Wir gehen jetzt zur Besprechung der Einzelergebnisse bei beiden Sippen über.

[1]) Nach Kappert 1934, S. 132.

Tabelle 22
Einfluß des Narbenalters. Gesamtergebnisse der II. Serie

	Mittelwert der Samenzahl pro Blüte (n = Zahl der Blüten)
Narbe alt	10,86 (n = 22)
„ mittel bis alt	6,91 (n = 89)
„ mittel	8,70 (n = 80)
„ jung bis mittel	8,17 (n = 46)
„ jung	4,40 (n = 10)

b) Die weiße Sippe

Zur Verfügung standen 20 einfache Individuen aus der konstant einfachen Familie **11** und 11 einfache aus der 1 : 1 spaltenden Familie **14**. Blütebeginn: Mitte bis Ende Juni. Alle Pflanzen waren kräftig entwickelt und blühten während der ganzen Versuchsdauer reichlich. Auch bei dieser Serie vertrockneten in einigen Blüten die Fruchtknoten bald nach der Kastration, besonders an von Thrips befallenen Pflanzen. Vertrocknete Blüten, sowohl bestäubte als auch „Kontrollen", wurden nicht mitgerechnet.

Auf 11 Mutterpflanzen der Familie **11** wurden 57 Blüten mit dem Pollen von 4 anderen Pflanzen der Familie **11** und 62 Blüten mit dem Pollen von 4 Pflanzen der Familie **14** bestäubt. Auf den 11 Mutterpflanzen blieben 54 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten 3 an und lieferten 1×8, 1×19 und $1 \times 36 = 63$ Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 1,17 Samen pro Blüte.

Die 15 Versuchspflanzen aus der normalen Familie **11** erwiesen sich später alle als langschotig. — Die 4 Pollenlieferanten aus der immerspaltenden Familie **14** erwiesen sich später alle als kurzschotig.

Die Gesamtergebnisse für die beiden Kreuzungen werden in Tabelle 23 (oberer Teil) angeführt. Normaler Pollen gab 10,0, immerspaltender 8,7 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 40 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 25 % bzw. 22 % befruchtet. Der Kastrationsfehler ist relativ hoch (1,17 Samen pro Blüte) und könnte eine Fälschung der Ergebnisse bewirkt haben. — Die Differenz der Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte beträgt + 1,25, ihr mittlerer Fehler ± 1,19. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 1{,}05$; die Differenz ist also nicht gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 87,4 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 60 % und 126 % liegen.

Betrachtet man die Ergebnisse nach den beiden Bestäubungsarten getrennt (Tab. 24), so ergeben sich wieder verschiedene Werte für die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens.

Tabelle 23

Abgezählte Bestäubungen. II. Serie, weiße Sippe

Kreuzung	Blüten mit 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 Samen	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastratrons-fehler: Samen pro Blüte
A. Gesamt: Bestäubungen mit frischem und trokkenem Pollen					
normal ♀ × normal ♂	. . 2 2 7 6 4 5 6 3 . 2 7 3 . . 1 . . 2 2 1 1 . . 1 . . 1 . 1	57	9,95±0,87	*24,9*	1,17
normal ♀ × immerspaltend ♂ . . .	1 5 7 5 5 2 2 2 2 4 5 3 4 3 2 4 . . 2 . . . . . 1 . 1	62	8,69±0,82	*21,7*	„
B. Teilergebnis: Bestäubungen mit frischem Pollen					
normal ♀ × normal ♂	. . 2 . 3 2 4 3 1 2 . 2 6 1 . . 1 . . 1 2	30	9,30±0,89	*23,2*	„
normal ♀ × immerspaltend ♂ . . .	1 . 3 1 1 1 1 . 2 3 3 1 3 2 1 3 . . 2 . . . . . 1 . 1	31	11,29±1,23	*28,2*	„

Tabelle 24

Mittelwert der Samenzahl pro Blüte bei Bestäubung mit frischem und trockenem Pollen. II. Serie, weiße Sippe (n = Zahl der Blüten)

Kreuzung	Gesamt	Frischer Pollen	Trockener Pollen
normal × normal.	9,95 (n = 57) *100%*	9,30 (n = 30) *100%*	10,67 (n = 27) *100%*
normal × immerspaltend .	8,69 (n = 62) *87%*	11,29 (n = 31) *121%*	6,10 (n = 31) *57%*

Bei normalen Pflanzen gab frischer und trockener Pollen ungefähr gleich gute Ergebnisse. Bei immerspaltenden lieferte dagegen trockener Pollen sehr viel schlechtere Ergebnisse als frischer. Im Gegensatz zu der I. Bestäubungsserie setzt die ungünstige Bedingung „trockener Pollen" sogar ausschließlich die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens herab.

Die Teilergebnisse für die Bestäubungen mit frischem Pollen, der für den immerspaltenden Pollen günstigsten Bestäubungsart, sind in der unteren Hälfte der Tabelle 23 angeführt. Normaler Pollen gab 9,3, immerspaltender 11,3 Samen pro Blüte im Mittel. Die Differenz der Mittelwerte beträgt — 1,99, ihr mittlerer Fehler ± 1,52. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 1{,}31$; die Differenz ist also nicht gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 121,4 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 80 % und 183 % liegen.

c) Die violette Sippe

Zur Verfügung standen 17 einfache Individuen aus der 3 : 1 spaltenden Familie **24** und 11 einfache aus der 1 : 1 spaltenden Familie **23**. Blütebeginn: Mitte Juni. Die Pflanzen waren nicht besonders gut entwickelt und blühten nicht sehr reichlich, namentlich gegen Ende des Versuches. Der Allgemeinzustand war also erheblich schlechter als bei der weißen Sippe dieser Serie.

Auf 14 Mutterpflanzen der Familie **24** wurden 64 Blüten mit dem Pollen von 3 anderen Pflanzen der Familie **24** und 64 Blüten mit dem Pollen von 5 Pflanzen der Familie **23** bestäubt. Auf den 9 Mutterpflanzen blieben 64 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzte keine an. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte.

Die 17 Versuchspflanzen aus der normalen Familie **24** erwiesen sich später alle als langschotig. — Von den 5 Pollenlieferanten aus der immerspaltenden Familie **23** erwiesen sich später nur 4 als kurzschotig, 1 (23 AQ) dagegen als langschotig. Zwei kurzschotige Pollenlieferanten gaben 1 : 1 spaltende Nachkommenschaften (Tab. 4, Nr. 1 und 2), der langschotige dagegen eine 3 : 1 spaltende Nachkommenschaft (Tab. 4, Nr. 7).

Bei den Versuchen war also wieder eine Pflanze für immerspaltend gehalten worden, die sich später als normales Ausnahme-Individuum von der Konstitution Ss herausstellte. Mit dem Pollen von 23 AQ wurden 12 Blüten bestäubt. Dadurch erhöht sich die Zahl der mit normalem Pollen bestäubten Blüten von 64 auf 76, während die Zahl der mit immerspaltendem Pollen bestäubten von 64 auf 52 sinkt.

Tabelle 25

Abgezählte Bestäubungen. II. Serie, violette Sippe

Kreuzung	Blüten mit 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 Samen	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
A. Gesamt: Bestäubungen mit frischem und trokkenem Pollen					
normal♀ × normal♂	5 15 6 7 6 6 3 4 . 1 1 . 1 1 . 1 2 2 . 1 1 3 . 1 4 2 . 1 1 1	76	8,26 ± 1,00	*16,5*	0,0
normal ♀ × immerspaltend ♂	11 10 5 5 3 2 1 . 3 . 4 2 . 1 2 2 1	52	4,54 ± 0,68	*9,1*	„
B. Teilergebnis: Bestäubungen mit frischem Pollen					
normal♀ × normal♂	5 10 2 3 4 1 2 4 . . . . . 1 . 1 2 1 . 1 1 2 . . 2 1 . . . 1	44	7,82 ± 1,28	*15,6*	„
normal ♀ × immerspaltend ♂	3 1 4 1 1 2 1 . 3 . 4 2 . 1 2 2 1	28	7,32 ± 0,96	*14,6*	„

Die Gesamtergebnisse für die beiden Kreuzungen sind in Tabelle 25 angeführt. Normaler Pollen gab 8,3, immerspaltender 4,5 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 17 % bzw. 9 % befruchtet. Der Kastrationsfehler ist 0. — Die Differenz der Mittelwerte beträgt + 3,72, ihr mittlerer Fehler ± 1,21. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 3{,}08$; die Differenz ist also gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 55,0 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 31 % und 94 % liegen.

Betrachtet man die Ergebnisse nach den beiden Bestäubungsarten getrennt (Tab. 26), ergeben sich wie bei der weißen Sippe verschiedene Werte für die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens.

Tabelle 26

Mittelwert der Samenzahl pro Blüte bei Bestäubung mit frischem und trockenem Pollen. II. Serie, violette Sippe (n = Zahl der Blüten)

Kreuzung	Gesamt	Frischer Pollen	Trockener Pollen
normal × normal	8,26 (n = 76) *100%*	7,82 (n = 44) *100%*	8,88 (n = 32) *100%*
normal × immerspaltend .	4,54 (n = 52) *55%*	7,32 (n = 28) *94%*	1,29 (n = 24) *15 %*

Wie bei der weißen Sippe gab bei normalen Pflanzen frischer und trockener Pollen ungefähr gleich gute Ergebnisse. Bei immerspaltenden gab trockener Pollen dagegen sehr viel schlechtere Ergebnisse als frischer.

Die Teilergebnisse für die Bestäubungen mit frischem Pollen, der für den immerspaltenden Pollen günstigsten Bestäubungsart, sind in der unteren Hälfte der Tabelle 25 angeführt. — Normaler Pollen gab 7,8, immerspaltender 7,3 Samen pro Blüte im Mittel. Die Differenz der Mittelwerte ist + 0,50, ihr mittlerer Fehler ± 1,60. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 0{,}31$; die Differenz ist also nicht gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 93,6 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 52 % und 176 % liegen.

d) Vergleich der Ergebnisse bei der weißen und violetten Sippe

Mit normalem Pollen wurden bei der weißen Sippe 10,0 Samen pro Blüte (= 25 % der Pollenkörner), bei der violetten Sippe 8,3 (= 17 %) erhalten. Das geringere Ergebnis bei der violetten Sippe ist wahrscheinlich auf den schlechteren Allgemeinzustand der Versuchspflanzen zurückzuführen.

D. Die IV. Bestäubungsserie (Juni 1934)

Da in der I. und II. Serie bei der violetten Sippe normale Ausnahme-Individuen aus immerspaltenden Familien aufgetreten waren, wurden vergleichende Bestäubungen mit beiden Pollensorten nur noch bei der weißen Sippe ausgeführt.

Die IV. Serie abgezählter Bestäubungen wurde vom 13. VI. bis 20. VI. 1934 bei der weißen Sippe vorgenommen. Benutzt wurden Pflanzen aus der konstant einfachen Familie **48** (Nachkommenschaft aus der Familie **11**, vgl. S. 406) und aus der 1 : 1 spaltenden Familie **49** (Nachkommenschaft aus der Familie **14**, vgl. S. 406). Die Aussaat erfolgte am 27. II. 1934. Aus einem unbekannten Grunde trat nach dem Umtopfen eine Wachstumsstockung auf, so daß die Pflanzen erst sehr spät (Ende Mai) zur Blüte gelangten, sich ± schwächlich entwickelten und nur sehr wenige Blüten hervorbrachten. Auffallenderweise befanden sich die immerspaltenden Pflanzen in einem relativ besseren Zustande als die normalen. Dieser Unterschied läßt sich vielleicht folgendermaßen erklären. Die unbekannte Schädigung hat die sich langsamer entwickelnden immerspaltenden Pflanzen in einem früheren Stadium als die normalen getroffen und sich daher bei den ersten nicht so nachhaltig ausgewirkt. — Zur Verfügung standen 39 einfache Individuen der Familie **48** und 34 einfache aus der Familie **49**. Wegen der spärlichen Blütenbildung kamen nur wenige als Versuchspflanzen in Betracht.

Bei dieser Serie wurden sowohl normale als auch immerspaltende Mutterpflanzen mit beiden Pollensorten bestäubt. Diese 4 Kreuzungen wurden gleichzeitig ausgeführt. Es wurden täglich auf normalen Pflanzen je 4 Blüten mit normalem und mit immerspaltendem Pollen, und auf immerspaltenden Pflanzen ebenfalls je 4 Blüten mit den beiderlei Pollensorten bestäubt. Mit der Reihenfolge der an einem Tage vorgenommenen 4 Kreuzungen wurde täglich abgewechselt. Nach Möglichkeit wurde auf ein und derselben Mutterpflanze täglich je eine Blüte mit normalem und mit immerspaltendem Pollen belegt.

Die Kastration erfolgte wie bei der II. Serie. Die kastrierten Blüten wurden wieder durch Stanniolhütchen geschützt. — Im Gegensatz zu den früheren Serien wurden nach Möglichkeit nur etwa gleich alte Blüten kastriert. Die Narben zur Zeit der Bestäubung gehörten in den meisten Fällen der Altersstufe „mittel" an. — Auf Grund der Ergebnisse der I. und II. Serie wurden ausschließlich die Narbenseiten mit frischem Pollen bestäubt.

Auf 7 Mutterpflanzen der Familie **48** wurden 32 Blüten mit dem Pollen von 2 anderen Pflanzen der Familie **48** und 32 Blüten mit dem Pollen von 3, nur als Pollenlieferanten dienenden Pflanzen der Familie **49** bestäubt. Auf den 7 Mutterpflanzen der Familie **48** blieben 30 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten nur 2 an und lieferten 1 × 12 und 1 × 17 = 29 Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,97 Samen pro Blüte.

Auf 6 Mutterpflanzen der Familie **49** wurden 30 Blüten mit normalem und 31 Blüten mit immerspaltendem Pollen bestäubt. Als Pollenlieferanten dienten dieselben Individuen, deren Pollen auch zur Bestäubung der normalen Pflanzen verwendet wurde. Auf den 6 Mutterpflanzen der Familie **49** blieben 31 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzte keine an. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte.

Die 7 Mutterpflanzen und 2 Pollenlieferanten aus der normalen Familie **48** erwiesen sich später alle als langschotig. Von 3 Mutterpflanzen wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich konstant einfach waren (vgl. Tab. 6, Nr. 1—3). — Die 6 Mutterpflanzen und 3 Pollenlieferanten aus der immerspaltenden Familie **49** erwiesen sich später

Tabelle 27

Abgezählte Bestäubungen. IV. Serie, weiße Sippe

Kreuzung	Blüten mit 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37 Samen	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
normal ♀ × normal ♂	1 5 . 2 1 . 1 3 3 . 1 1 2 1 . 1 2 1 1 1 1 1 . . . 1 . . 1 1	32	11,13 ± 1,55	*22,3*	0,97
normal ♀ × immerspaltend ♂	1 . . 2 . 3 2 2 6 3 . 4 1 3 . 1 2 . 1 . . 1	32	9,47 ± 0,80	*18,9*	„
immerspaltend ♀ × normal ♂	1 2 1 2 2 2 2 2 2 4 1 . 1 1 3 3 . . . . . 1	30	8,33 ± 0,95	*16,7*	0,0
immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	. 1 1 3 5 2 2 6 4 4 2 . . . 1	31	6,39 ± 0,50	*12,8*	„

sämtlich als kurzschotig. Von 3 Mutterpflanzen und 1 Pollenlieferant wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (vgl. Tab. 7, Nr. 1—4).

Das Wetter war während der ganzen Versuchsdauer mit geringen Schwankungen warm und heiter. Die durchschnittliche, bei allen 4 Kreuzungen zusammen erhaltene Samenzahl pro Blüte variierte an den einzelnen Tagen nicht allzusehr.

Wir betrachten zunächst die Ergebnisse der Bestäubungen mit beiden Pollensorten auf normalen Mutterpflanzen (Tab. 27 obere Hälfte). Normaler Pollen gab 11,1, immerspaltender 9,5 Samen pro Blüte. Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 22 % bzw. 19 % befruchtet. Der Kastrationsfehler beträgt 1,0 Samen pro Blüte, könnte also ins Gewicht fallen. — Die Differenz der Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte beträgt + 1,66, ihr mittlerer Fehler ± 1,75. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 0{,}95$; die Differenz ist also nicht gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 85 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 55 % und 138 % liegen.

Nachkommenschaften aus der Kreuzung SS ♀ × S's ♂ wurden unter den Aussaatnummern **139—158** aufgezogen, s. S. 465.

Die Bestäubungen der beiden Pollensorten auf immerspaltenden Mutterpflanzen hatten folgende Ergebnisse (Tab. 27 untere Hälfte). Normaler Pollen gab 8,3, immerspaltender 6,4 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 17 % bzw. 13 % befruchtet. Der Kastrationsfehler ist 0. Die Differenz zwischen den beiden Mittelwerten der Samenzahl pro Blüte beträgt + 1,95, ihr mittlerer Fehler ± 1,07. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 1{,}82$; die Differenz ist also nicht genügend gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 76,8 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 53 % und 115 % liegen.

Nachkommenschaften aus der Kreuzung S's ♀ × S's ♂ wurden unter den Aussaatnummern **159—164** aufgezogen, s. S. 463.

Normaler und immerspaltender Pollen gaben auf immerspaltenden Pflanzen geringere Mittelwerte (8,3 bzw. 6,4) als auf normalen (11,1 bzw. 9,5).

E. Die V. Bestäubungsserie (Juli 1934)

Die V. Serie abgezählter Bestäubungen wurde vom 28. VI. bis 13. VII. 1934 bei der weißen Sippe ausgeführt. Benutzt wurden Pflanzen aus der konstant einfachen Familie **48** und aus der 1 : 1 spaltenden Familie **49** (vgl. S. 406). Die Aussaat erfolgte am 3. IV. 1934. Die Pflanzen entwickelten sich sehr kräftig und blühten während der Versuchsdauer reichlich. Blütebeginn: etwa

Mitte Juni. Nur ganz wenige Fruchtknoten vertrockneten vorzeitig. — Zur Verfügung standen 37 einfache Individuen der Familie 48 und 36 einfache aus der Familie 49. Für die Versuche stand also eine große Zahl von kräftigen Pflanzen zur Auswahl.

Bei dieser Serie wurden nur normale Mutterpflanzen mit beiden Pollensorten bestäubt. An jedem Tage wurden je 10 Blüten mit normalem und mit immerspaltendem Pollen belegt. Wieder wurde mit der Reihenfolge beider Pollensorten täglich abgewechselt. An ein und derselben Mutterpflanze wurde täglich je eine Blüte mit normalem und mit immerspaltendem Pollen bestäubt.

Die Kastration erfolgte wie bei der II. Serie. Die kastrierten Blüten wurden wieder mit Stanniolhütchen geschützt. — Es wurden durchweg nur etwa gleich alte Blüten kastriert; regelmäßig wurde am 3. Tag nach der Kastration bestäubt, so daß die Narben in fast allen Fällen gleich weit entwickelt (Altersstufe „mittel") waren. — Es wurden wieder ausschließlich die Narbenseiten mit frischem Pollen bestäubt.

Auf 22 Mutterpflanzen der Familie 48 wurden 160 Blüten mit dem Pollen von 4 anderen Pflanzen der Familie 48 und 160 Blüten mit dem Pollen von 4 Pflanzen der Familie 49 bestäubt. Auf den 22 Mutterpflanzen blieben 246 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten 13 an und lieferten 4×1, 2×2, 2×3, 1×4, 1×6, 1×8, 1×15 und $1 \times 29 = 76$ Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,31 Samen pro Blüte.

Die 22 Mutterpflanzen und 4 Pollenlieferanten aus der normalen Familie 48 erwiesen sich später alle als langschotig. Von 5 Mutterpflanzen wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich konstant einfach waren (vgl. Tab. 6, Nr. 4—8). — Die 4 Pollenlieferanten aus der immerspaltenden Familie 49 erwiesen sich später alle als kurzschotig. Von 3 Pollenlieferanten wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (vgl. Tab. 7, Nr. 6—8).

Das Wetter war während der ganzen Versuchsdauer mit ganz geringen Schwankungen warm und heiter. Die an jedem einzelnen Bestäubungstage erhaltenen Samenzahlen und die Mittelwerte sind in Tabelle 28 aufgeführt, um bei dieser umfangreichsten Serie die Schwankungen für jeden Tag und jeden Pollenlieferanten zu zeigen. Im Gegensatz zu allen früheren Serien (bei denen auf eine Wiedergabe der Einzelergebnisse je Tag und Pollenlieferant verzichtet wurde) zeigt sich hier, daß bei beiden Pollensorten im allgemeinen nicht nur die jeweiligen Tagesdurchschnitte ungefähr gleich hoch sind, sondern auch die Variationsbreite an jedem Tag verhältnismäßig gering ist. Einzelne, besonders niedrige Tagesdurchschnitte fallen bei beiden Pollensorten heraus, ohne daß sich eine Beziehung zum Wetter oder zu einem bestimmten Pollenlieferanten erkennen ließe. So gaben z. B. die Pollenpflanzen 48 AS und 48 AP an den meisten Tagen relativ hohe Werte, an 2 Tagen (7. VII. bzw. 11. VII.) aber nur 6,6 bzw. 6,5 Samen pro Blüte.

Die Ergebnisse der beiden Kreuzungen sind in Tabelle 29 zusammengestellt. Normaler Pollen gab 18,9, immerspaltender 9,3 Samen pro Blüte im Mittel. Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 38 % bzw. 19 % befruchtet. Der Kastrationsfehler von 0,3 Samen pro Blüte kann ver-

Tabelle 28. Samenzahl pro Blüte an den einzelnen Bestäubungstagen. Abgezählte Bestäubungen. V. Serie, weiße Sippe. 1934

Bestäubungstag	Normaler Pollen: Pflanze	Samenzahlen pro Blüte	Mittelwert	Immerspaltender Pollen: Pflanze	Samenzahlen pro Blüte	Mittelwert
28. VI.	48 BG	13 16 18 19 19 20 20 20 24 27	19,6	49 DU	9 11 11 12 12 13 13 13 17 20	13,1
29. VI.	„	8 15 16 19 21 21 22 23 24 27	19,6	„	0 6 7 8 10 13 13 14 16 21	10,8
30. VI.	„	14 14 15 19 21 22 23 23 27 31	20,9	„	2 4 5 6 7 8 9 10 14 19	8,4
1. VII.	„	14 15 15 21 21 21 24 26 27 31	21,5	„	2 4 4 4 4 5 5 6 7 8	4,9
2. VII.	48 AZ	13 16 17 25 28 29 30 33 35 36	26,2	49 CZ	8 9 10 12 13 15 16 18 19 19	13,9
3. VII.	„	17 19 22 23 24 25 27 29 32 33	25,1	„	7 8 9 10 12 12 12 13 13 15	11,1
4. VII.	„	7 10 13 16 18 20 22 23 23 24	17,6	„	3 6 6 7 8 13 15 15 16 19	10,8
5. VII.	„	20 21 23 24 24 27 28 28 31 32	25,8	„	9 11 11 11 11 12 15 15 16 16	12,7
6. VII.	48 AS	15 22 23 25 27 27 28 28 28 33	25,6	49 CT	10 11 11 11 14 14 15 15 15 16	13,2
7. VII.	„	0 3 5 5 6 8 9 9 9 12	6,6	„	0 2 2 3 4 5 5 7 9 11	4,8
8. VII.	„	10 12 12 13 16 16 21 21 22 23	16,6	„	2 2 3 4 5 5 6 7 8 8	5,0
9. VII.	„	2 6 7 10 13 17 18 19 19 26	13,7	„	4 4 6 6 8 9 12 14 15 17	9,5
10. VII.	48 AP	6 7 11 14 14 15 16 16 16 21	13,6	49 EK	4 4 7 10 10 11 13 15 15 20	10,9
11. VII.	„	1 3 4 4 5 8 8 10 11 11	6,5	„	0 4 6 8 10 12 13 14 15 18	10,0
12. VII.	„	15 20 21 21 22 24 26 27 28 28	23,2	„	3 3 4 5 5 7 8 8 10 11	6,4
13. VII.	„	10 12 18 20 21 22 23 26 28 29	20,9	„	1 2 2 2 2 2 3 5 6 6	3,1

Tabelle 29. Abgezählte Bestäubungen. V. Serie, weiße Sippe

Kreuzung	Blüten mit Samen: 0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
normal♀×normal♂	1 1 1 2 2 3 3 3 4 3 5 3 4 5 5 7 9 3 4 7 7 13 8 10 8 3 4 9 9 3 1 3 2 3 . 1 1	160	18,94 ±0,62	*37,9*	0,31
normal♀×immerspaltend ♂	3 1 11 6 13 10 11 9 12 7 9 12 9 11 6 13 6 2 2 4 2 1	160	9,29 ±0,39	*18,6*	„

nachlässigt werden. — Die Differenz der Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte beträgt + 9,65, ihr mittlerer Fehler ± 0,74. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 13{,}08$; die Differenz ist also völlig gesichert. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 49,1 %, unter Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 42 % und 57 % liegen.

Nachkommenschaften aus der Kreuzung SS ♀ × S's ♂ wurden unter den Aussaatnummern **172—197** aufgezogen, s. S. 465.

Die beim normalen Pollen erhaltene durchschnittliche Befruchtung von 38 % stellt den höchsten Wert dar, der bei den abgezählten Bestäubungen erzielt werden konnte.

3. Bestäubungen immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂

In diesem Abschnitt sollen die Ergebnisse von 4 weiteren Serien abgezählter Bestäubungen mitgeteilt werden, bei denen zum Zwecke der Samengewinnung immerspaltende Mutterpflanzen mit immerspaltendem Pollen bestäubt wurden. Zwei Serien wurden mit der weißen Sippe (III. und IV. Serie) und zwei mit der violetten (VII. und VIII. Serie) vorgenommen. In allen Versuchen wurden die Narbenseiten mit frischem Pollen bestäubt.

A. Die III. Bestäubungsserie (Sept./Okt. 1933)

Die III. Serie wurde in der Zeit vom 23. IX. bis 1. X. und vom 9. X. bis 19. X. 1933 bei der weißen Sippe[1]) ausgeführt. Benutzt wurden Pflanzen aus der 1 : 1 spaltenden Familie **14**. Die Aussaat erfolgte am 24. V. 1933. Wahrscheinlich wegen der warmen Jahreszeit und wegen zu späten Umtopfens entwickelten sich die Pflanzen sehr schlecht und begannen im August kümmerlich zu blühen. Die Pflanzen wurden dann alle zurückgeschnitten und blühten Mitte September von neuem. Zur Verfügung standen 11 einfache Individuen, die aber auch zur Zeit des Versuches nur spärlich blühten.

Auf 7 Mutterpflanzen der Familie **14** wurden 65 Blüten mit dem Pollen von 3 anderen Pflanzen der Familie **14** bestäubt. Auf den 7 Mutterpflanzen blieben 48 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzte nur 1 an und lieferte 2 Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,04 Samen pro Blüte. — Alle 10 Versuchspflanzen erwiesen sich später als kurzschotig.

Das Wetter war während der Versuchsdauer größtenteils heiter. Die Jahreszeit war aber wohl schon zu weit fortgeschritten (kalte Nächte!), um gute Ergebnisse erzielen zu können. Es wurden nur 2,4 Samen pro Blüte im

[1]) Zur gleichen Zeit wurden bei der violetten Sippe auch vergleichende Bestäubungen mit beiden Pollensorten auf normalen Mutterpflanzen und Bestäubungen immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂ ausgeführt. Diese Versuche konnten aber nicht ausgewertet werden, weil der Kastrationsfehler hier sehr hoch war. Offenbar hatten viele Antheren schon vor der Kastration unbemerkt Pollen entlassen. Das frühzeitige Stäuben der Antheren ist wohl auf den besonders schlechten Zustand der violetten Versuchspflanzen dieser Aussaat zurückzuführen.

Mittel erhalten (Tab. 30). Von den 40 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 6 % befruchtet.

Nachkommenschaften wurden unter den Aussaátnummern **109—123** aufgezogen, s. S. 463.

B. Die VI. Serie (Juli 1934)

Die VI. Serie abgezählter Bestäubungen wurde in der Zeit vom 14. VII. bis 21. VII. 1934 bei der weißen Sippe, direkt im Anschluß an die V. Serie vorgenommen. Benutzt wurden Individuen aus der immerspaltenden Familie **49**, die aus derselben Aussaat wie bei der V. Serie stammten. Die Pflanzen waren kräftig, aber zur Zeit des Versuches schon ziemlich weit abgeblüht.

Auf 10 Mutterpflanzen der Familie **49** wurden 60 Blüten mit dem Pollen von 3 anderen Pflanzen der Familie **49** bestäubt. Von den Pollenlieferanten waren 2 (49 DU und 49 CZ) schon zu den Versuchen der V. Serie benutzt worden. Auf den 10 Mutterpflanzen blieben 45 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzten 2 an und lieferten 1×1 und $1 \times 3 = 4$ Samen. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,09 Samen pro Blüte. — Alle 13 Versuchspflanzen erwiesen sich später als kurzschotig. Von 5 Mutterpflanzen und den 3 Pollenlieferanten wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (vgl. Tab. 7, Nr. 5—7 und 9—13).

Während der ganzen Versuchsdauer war das Wetter meist wolkenlos und heiß. Es wurden nur 3,8 Samen pro Blüte im Mittel erhalten (Tab. 30). Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 8 % befruchtet. Das schlechte Ergebnis ist wohl auf das „Alter" der Versuchspflanzen zurückzuführen.

Nachkommenschaften wurden unter den Aussaatnummern **198—229** aufgezogen, s. S. 463.

C. Die VII. Serie (August 1934)

Die VII. Serie abgezählter Bestäubungen wurde in der Zeit vom 10. VIII. bis 17. VIII. 1934 bei der violetten Sippe vorgenommen. Be-

Tabelle 30

Abgezählte Bestäubungen. III., VI., VII. und VIII. Serie. Immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂

Sippe und Bestäubungsserie	Blüten mit 0 Samen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	n	Samen pro Blüte: M ± m	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte
weiße Sippe, III. Serie	29	5	5	7	4	5	4	2	1	.	3	.	.	.	.	.	65	2,35 ± 0,35	*5,9*	0,04
„ „ VI. Serie	10	9	7	5	8	8	3	1	2	2	2	1	.	1	.	1	60	3,80 ± 0,44	*7,6*	0,09
violette Sippe, VII. Serie	27	15	12	6	8	2	6	1	2	.	.	.	.	.	.	.	79	2,00 ± 0,24	*4,0*	0,0
„ „ VIII. Serie	46	11	8	5	2	1	3	1	2	.	1	.	.	.	.	.	80	1,34 ± 0,25	*2,7*	0,0

nutzt wurden Pflanzen aus der 1 : 1 spaltenden Familie **31** (vgl. S. 405). Die Aussaat erfolgte am 16. IV. 1934. Die Pflanzen entwickelten sich sehr schlecht und begannen Anfang Juli kümmerlich zu blühen. Alle Individuen wurden zurückgeschnitten und blühten Anfang August erneut. Zur Verfügung standen 25 einfache Pflanzen, die schwächlich waren und auch zur Zeit des Versuches nur spärlich blühten.

Auf 10 Mutterpflanzen der Familie **31** wurden 78 Blüten mit dem Pollen von 5 anderen Pflanzen der Familie **31** bestäubt. Auf den 10 Mutterpflanzen blieben 48 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzte keine an. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte. — Alle 15 Versuchspflanzen erwiesen sich später als kurzschotig. Von 4 Mutterpflanzen und 4 Pollenlieferanten wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die alle im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (vgl. Tab. 5, Nr. 1—8).

Das Wetter war während der Versuche meist warm und heiter. Es wurden nur 2,0 Samen pro Blüte im Mittel erhalten (Tab. 30). Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 4 % befruchtet.

Nachkommenschaften wurden unter den Aussaatnummern **281—296** aufgezogen, s. S. 464.

D. Die VIII. Serie (September 1934)

Die VIII. Serie abgezählter Bestäubungen wurde in der Zeit vom 13. IX. bis 19. IX. 1934 bei der violetten Sippe vorgenommen. Benutzt wurden wieder Pflanzen aus der 1 : 1 spaltenden Familie **31**. Die Aussaat erfolgte am 19. V. 1934. Auch diese Pflanzen entwickelten sich sehr schlecht, sie begannen Anfang August kümmerlich zu blühen. Alle Individuen wurden zurückgeschnitten und blühten Anfang September erneut. Zur Verfügung standen 29 einfache Pflanzen, die sehr schwächlich waren und auch zur Zeit des Versuches nur spärlich blühten.

Auf 8 Mutterpflanzen der Familie **31** wurden 80 Blüten mit dem Pollen von 4 anderen Pflanzen der Familie **31** bestäubt. Auf den 8 Mutterpflanzen blieben 44 kastrierte Blüten zur Kontrolle unbestäubt. Von diesen setzte keine an. Der Kastrationsfehler beträgt also 0,0 Samen pro Blüte. — Alle 12 Versuchspflanzen erwiesen sich später als kurzschotig. Von 4 Mutterpflanzen und 2 Pollenlieferanten wurden auch Nachkommenschaften aufgezogen, die sämtlich im Verhältnis von etwa 1 : 1 in Einfache und Gefüllte spalteten (vgl. Tab. 5, Nr. 9—14).

Das Wetter war während der Versuche meist warm und heiter. Es wurden nur 1,3 Samen pro Blüte im Mittel erhalten (Tab. 30). Von den 50 auf jede Narbe gebrachten Pollenkörnern haben also 3 % befruchtet.

Nachkommenschaften wurden unter den Aussaatnummern **306—319** aufgezogen, s. S. 464.

E. Schluß

Die sehr niedrigen Ergebnisse bei diesen 4 Kreuzungen immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂ sind sicherlich auf den in allen Fällen sehr schlechten Allgemeinzustand der Versuchspflanzen zurückzuführen.

4. Zusammenfassende Besprechung der Bestäubungsergebnisse in methodischer Hinsicht

In diesem Abschnitt soll eine zusammenfassende Darstellung des Verlaufs der Untersuchungen und der Bestäubungsergebnisse in methodischer Hinsicht gegeben werden.

a) Kastration

Die Kastration ist nicht bei allen Bestäubungsserien bzw. Gruppen von Mutterpflanzen gleich gut gelungen. Die Gründe dafür sind oben (S. 433) behandelt worden. Die durchschnittliche Samenzahl pro Blüte bei den kastrierten und nicht bestäubten Blüten der Mutterpflanzen beträgt in einigen Serien 0, in anderen bis höchstens 1,2. Der „Kastrationsfehler" ist also meistens so gering, daß er vernachlässigt werden kann (vgl. aber unten S. 475).

b) Einfluß der genetischen Konstitution der benutzten Sippen

Zuerst wurden in jeder Serie sowohl bei der violetten als auch bei der wüchsigeren, (gelb und) weißen Sippe Bestäubungen vorgenommen. Zwischen beiden Sippen wurde kein wesentlicher Unterschied im Ergebnis gefunden. Das bessere Ergebnis bei der violetten Sippe in der I. Serie konnte auf eine ungleiche Wirkung der Kastrationsmethode (vgl. S. 440), das schlechtere in der II. Serie auf den ungünstigeren Allgemeinzustand der Pflanzen zurückgeführt werden (vgl. S. 446). Da in der I. und II. Serie bei der violetten Sippe normale „Ausnahme-Individuen" aus 1 : 1 spaltenden Familien auftraten, wurden die späteren Bestäubungen hauptsächlich bei der weißen Sippe ausgeführt.

c) Einfluß normaler und immerspaltender Mutterpflanzen

Bei der I. Serie wurde mit normalem Pollen, bei der IV. mit beiden Pollensorten auf normalen und immerspaltenden Mutterpflanzen gleichzeitig bestäubt. In allen Versuchen zeigte sich, daß die Befruchtungsfähigkeit beider Pollensorten auf immerspaltenden Mutterpflanzen geringer als auf normalen ist. Dieser Unterschied war aber nicht sehr groß (vgl. S. 437, 438 u. 449)[1]).

d) Einfluß der Versuchsbedingungen

In der I. Serie wurden zur Erleichterung der Kastration die Blüten- und Kelchblätter entfernt. Die weiße unbehaarte Sippe gab hier schlechtere Ergebnisse als die violette behaarte, offenbar weil die Narben bei der ersten stärker austrockneten. Das Frischbleiben der Narben ist also von entscheidender Bedeutung für das Gelingen abgezählter Bestäubungen. In allen späteren Serien wurden daher beim Kastrieren die Blüten- und Kelchblätter nicht entfernt, und die Blüten mit Stanniolhütchen vor dem Austrocknen geschützt.

[1]) In der III., VI., VII. und VIII. Serie wurden ausschließlich Bestäubungen von immerspaltenden Pflanzen mit immerspaltendem Pollen vorgenommen. Die in diesen Serien erhaltenen, sehr niedrigen Werte sind aber nicht auf die immerspaltende Mutter an sich, sondern auf den ungünstigen Zustand der Versuchspflanzen zurückzuführen (vgl. oben).

Der Einfluß des Narbenalters wurde bei der I. und II. Serie untersucht. Innerhalb der geprüften Grenzen zeigte sich kein großer Einfluß auf das Ergebnis. In den späteren Serien wurden gleich alte Blüten kastriert und stets am 3. Tage nach der Kastration bestäubt.

Der Einfluß der Narbenstelle wurde bei der I. Serie untersucht. Geprüft wurden die „Narbenseiten" und die „Narbenmitte". Im Durchschnitt aller Versuche lieferte die Bestäubung der Narbenseiten bessere Ergebnisse als die der Narbenmitte. Das hat auch Snow (1925, S. 242) vermutet. — Bei beiden Sippen wurde bei Bestäubung der Narbenmitte die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in weit stärkerem Maße als die des normalen herabgesetzt.

Der Einfluß des Pollenzustandes („frisch" oder „trocken") wurde bei der I. und II. Serie geprüft. In beiden Serien gab im Durchschnitt aller Versuche frischer Pollen bessere Ergebnisse als trockener —. In der I. Serie, besonders deutlich bei der weißen Sippe, wurde bei Bestäubung mit trockenem Pollen die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in stärkerem Maße als die des normalen herabgesetzt. In der II. Serie bezieht sich bei beiden Sippen der Unterschied zwischen der Befruchtungsfähigkeit von frischem und trockenem Pollen sogar nur auf die immerspaltenden, nicht auf die normalen Pollenkörner.

Die Bedingungen „Narbenmitte" und „trockener Pollen" setzen also die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in weit stärkerem Maße als die des normalen herab. Zur Beurteilung der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens können natürlich nur die für diesen günstigsten Versuchsbedingungen maßgebend sein.

Der Durchschnittswert der Samenzahl pro Blüte variierte an den einzelnen Bestäubungstagen bei allen Serien (mit Ausnahme der V.) sehr stark. Während der Ausführung der I. und II. Serie trat starker Witterungswechsel ein. Die späteren Serien konnten bei einigermaßen gleichmäßigem, meist warmem und heiterem Wetter durchgeführt werden. — Bei der I. und II. Serie konnte festgestellt werden, daß bei kühlem und regnerischem Wetter die abgezählten Bestäubungen wesentlich schlechter als bei warmem und heiterem gelingen. Ein Teil der großen Schwankungen im Tagesdurchschnitt stand also deutlich in Beziehung zum Wetter. Außerdem traten aber bei allen Serien größere und kleinere tägliche Verschiedenheiten auf, die nicht abhängig vom Wetter oder bestimmten Wetterelementen (Temperatur, Feuchtigkeit, Insolation) zu sein schienen.

Selbstverständlich ist der Allgemeinzustand der Versuchspflanzen, sowohl der Mutterpflanzen als auch der Pollenlieferanten, von sehr großem Einfluß. Nur bei kräftigen, reichlich blühenden Pflanzen und nur während der ersten Hälfte der Blütezeit wurden hohe Samenzahlen pro Blüte erzielt. Wenn eine dieser Voraussetzungen nicht gegeben ist, sinkt das Ergebnis gleich sehr stark.

c) Das Ergebnis abgezählter Bestäubungen im allgemeinen

In Anbetracht der verschiedenen Faktoren, welche das Gelingen der abgezählten Bestäubungen beeinflussen können, ist die große Streuung der Samenzahl pro Blüte nicht erstaunlich. Bestäubt wurde entweder mit 40 oder mit 50 Pollenkörnern. Die in einer einzelnen Blüte erzielte Samenzahl schwankte zwischen 0 und 37. Bei einigermaßen günstigen Bedingungen lagen die Mittelwerte der Samenzahl pro Blüte für die einzelnen Serien etwa bei 10, es haben also durchschnittlich 20—25 % der Pollenkörner befruchtet. Unter den optimalen Verhältnissen der V. Serie sind sogar 38 % der normalen Pollenkörner zur Befruchtung gelangt.

Die von Snow (1924, 1925) erhaltenen Ergebnisse abgezählter Bestäubungen bei *Matthiola* wurden schon oben besprochen. Er erhielt im günstigsten Falle 2,0 Samen pro Blüte bzw. Befruchtung von 7,9 % der Pollenkörner im Durchschnitt. Die höchste in einer einzelnen Blüte erhaltene Samenzahl war 9.

Angaben über abgezählte Bestäubungen bei anderen Objekten sind in der Literatur nicht sehr zahlreich. Ältere Untersuchungen von Koelreuter und Naudin werden von Correns (1900) besprochen. Correns (1900) nahm abgezählte Bestäubungen bei *Mirabilis Jalapa* und *Mirabilis longiflora* vor, deren Pollenkörner wegen ihrer besonderen Größe für diese Versuche sehr geeignet sind. Die Fruchtknoten, welche nur 1 Samenanlage enthalten, wurden mit je 1 bis 3 Pollenkörnern bestäubt. Im Durchschnitt aller Versuche lieferten nur 25% der Pollenkörner Samen. Worauf die „Untauglichkeit" eines Teiles der Pollenkörner beruht, wurde nicht näher untersucht, wahrscheinlich trat keine Keimung auf der Narbe ein. Es waren jedoch nur äußerlich gut entwickelte Pollenkörner verwendet worden.

Abgezählte Bestäubungen mit Tetraden-Pollen wurden von Correns (1916) bei *Epilobium hirsutum* und bei *Salpiglossis variabilis* angestellt. Beide Objekte sind aber für solche Versuche insofern nicht besonders geeignet, als das „Reifungsminimum" (Correns) relativ hoch liegt, also eine geringe Zahl befruchteter Samenanlagen zur Fruchtbildung nicht ausreichend ist. Bei *Epilobium* wurde in keinem Falle Samenbildung erhalten. Bei *Salpiglossis* wurden 1—10 Tetraden (also 4—40 Pollenkörner) mit einer Nadelspitze auf die Narben übertragen. Die größte überhaupt in einer einzelnen Blüte erhaltene Samenzahl war 25 (nach Bestäubung mit 40 Pollenkörnern). Im Durchschnitt hatte aber weit weniger als die Hälfte der Pollenkörner Samen ergeben. Michaelis (1931) bestäubte bei *Epilobium hirsutum* mit je einer Pollentetrade. Durch Nachbestäubung mit dem Pollen von *Epilobium luteum* wurde dafür gesorgt, daß normale Fruchtentwicklung stattfand. In 4 von 15 derartigen Bestäubungen gelang es, alle 4 Pflanzen aus einer Pollentetrade aufzuziehen.

Bei den berühmten Bestäubungen mit verschiedener Pollenmenge zur Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses von *Melandrium* (Correns 1917, 1918, 1921) ließen sich die Pollenmengen nur schätzen, nicht genau abzählen. Bei Bestäubung mit „wenig Pollen" wurden etwa 400, bei Bestäubung mit „sehr viel Pollen" etwa 50000 Körner verwendet. Die Befruchtungsfähigkeit

des Pollens bei den beiderlei Bestäubungsarten wurde bei 4 Weibchen genauer untersucht (1917, S. 701; Ges. Abhlg. 42, S. 864). Bei 3 Weibchen wurden mit „wenig Pollen" fast ebenso viele Samen wie mit „sehr viel" Pollen erhalten (etwa 75, 200, 240 im Mittel). Auch bei Verwendung von „wenig Pollen" war demnach die Zahl der Pollenkörner größer als die Zahl der befruchtungsfähigen Samenanlagen gewesen. Bei dem Weibchen 15d, dessen Fruchtknoten eine besonders hohe Zahl von Samenanlagen enthielten, gaben die beiden Bestäubungsarten dagegen wesentlich verschiedene Ergebnisse. Mit „sehr viel" Pollen wurden 379, mit „wenig Pollen" nur 241 Samen im Mittel erhalten. Hier zeigt sich, daß bei Verwendung von „wenig Pollen" durchschnittlich nur etwa 50 % der Pollenkörner befruchtet haben. Correns (1917, S. 700, Anmerkg. 2; Ges. Abhlg. 42, S. 863) nimmt an, daß daran eine Untauglichkeit eines Teils der Pollenkörner schuld ist.

Kürzlich hat Breslavec (1935) über abgezählte Bestäubungen bei *Cannabis* berichtet. Es sollte die Befruchtungsfähigkeit von Pollenkörnern verschiedener Größe untersucht werden. Die Körner wurden unter dem Mikroskop mit Hilfe eines Mikromanipulators (!) sortiert (dazu wurden Stahl- oder Glasnadeln benutzt, die mit Zuckeragar überzogen waren). Die Übertragung der Körner auf die Narbe erfolgte entweder auf kleinen Agarwürfeln oder direkt mit der Nadel. Mit beiden Bestäubungsmethoden wurden Samen erhalten, Zahlenangaben fehlen jedoch.

Die in der Literatur vorliegenden Angaben entsprechen den in unseren abgezählten Bestäubungen bei *Matthiola* erhaltenen Ergebnissen. Die Untersuchungen zeigen, daß bei spärlicher Bestäubung meistens nur ein größerer oder geringerer Teil der Pollenkörner zur Befruchtung gelangt. Das ist meines Erachtens nicht überraschend, da man erwarten kann, daß auch bei 100prozentiger potentieller Befruchtungsfähigkeit stets ein Teil der Pollenkörner, infolge ungünstiger Lage auf der Narbe oder ähnlicher „Zufälligkeiten", bei der Keimung oder während des Schlauchwachstums ausgeschaltet wird. Wahrscheinlich liegt auch in dem oben erwähnten Versuch von Correns bei *Melandrium* keine Sterilität von etwa 50 % vor, sondern von den Pollenkörnern haben lediglich aus „äußeren Gründen" nicht alle ihr Ziel erreicht.

5. Die Stellung der Samen in der Frucht

In diesem Abschnitt soll die Fruchtentwicklung und die Stellung der Samen in der Frucht bei den abgezählten Bestäubungen besprochen werden.

Unbestäubte Fruchtknoten entwickeln sich längere Zeit (mindestens eine Woche) nach der Bestäubung genau so wie bestäubte weiter, sie erreichen bei der violetten Sippe eine Länge von 1,5—2,2 cm, bei der weißen von 1,1—3,0 cm (durchschnittlich 2,5 cm). Die einzelnen unbestäubten Fruchtknoten können sich, namentlich bei der weißen Sippe, sehr verschieden weit entwickeln (Ansatz zur Parthenokarpie).

Die mit 40 bzw. 50 Pollenkörnern bestäubten Fruchtknoten können sich zu normalreifenden Schoten entwickeln. Die Schotenlänge ist abhängig von der Zahl der entstandenen Samen und schwankt von 2,0 cm (mit 1 oder sehr wenig

Samen) bis zur normalen Größe. Ein Längenwachstum der Fruchtknotenwand erfolgt nur an den Stellen, wo Samen gebildet werden. Dabei löst ein in einer Schotenhälfte entstandener Samen ein Längenwachstum auch in der anderen aus. Je nach der Verteilung der Samen findet demgemäß ein gleichmäßiges oder ein auf bestimmte Regionen beschränktes Wachstum des Fruchtknotens statt.

Wenn nur wenige Samen entstehen, befinden sich diese sehr oft ausschließlich oder vorwiegend im unteren Abschnitt des Fruchtknotens, wie sich schon von außen an der Fruchtform feststellen läßt. Das war besonders deutlich und regelmäßig bei der violetten Sippe der Fall. Um die Bevorzugung der unteren Schotenhälfte bei der Samenbildung genauer zu erfassen, wurde bei den im Jahre 1934 durchgeführten Bestäubungsserien die Samenzahl in der oberen und unteren Schotenhälfte getrennt festgestellt. Infolge des häufig ungleichmäßigen Wachstums hätte dazu eigentlich durch Abzählung der Samenanlagen die Mitte des Fruchtknotens ermittelt werden müssen, es wurde aber die reife Frucht nach Augenmaß in zwei Hälften geteilt. Dieser methodische Fehler ist jedoch nicht sehr erheblich.

Auf die Aufzählung der in jeder einzelnen Blüte festgestellten Zahlen soll verzichtet werden. Die Gesamtergebnisse für 7 Kreuzungen bei der weißen Sippe und für 2 Kreuzungen bei der violetten Sippe werden in Tabelle 31 mitgeteilt.

Tabelle 31

Samenzahl in der oberen und unteren Schotenhälfte bei abgezählten Bestäubungen

Kreuzung	Gesamtzahl der Samen	Zahl der Samen in der oberen Schotenhälfte		Zahl der Samen in der unteren Schotenhälfte	
		absol.	in %	absol.	in %
weiße Sippe, IV. Serie, normal ♀ × normal ♂	356	155	*43,5*	201	*56,5*
„ , „ , normal ♀ × immerspaltend ♂	303	123	*40,6*	180	*59,4*
„ , „ , immerspaltend ♀ × normal ♂	250	127	*50,8*	123	*49,2*
„ , „ , immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	198	93	*47,0*	105	*53,0*
„ . V. Serie, normal ♀ × normal ♂	3030	1407	*46,4*	1623	*53,6*
„ , „ , normal ♀ × immerspaltend ♂	1482	644	*43.5*	838	*56,5*
„ , VI. Serie, immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	227	107	*47,2*	120	*52,8*
weiße Sippe Gesamt . . .	5846	2656	*45,4*	3190	*54,6*
violette Sippe, VII. Serie, immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	140	31	*22,1*	109	*77,9*
„ , VIII. „ , immerspaltend ♀ × immerspaltend ♂	108	22	*20,3*	86	*79,7*
violette Sippe Gesamt . . .	248	53	*21,4*	195	*78,6*

Bei allen Kreuzungen der weißen Sippe zusammen befanden sich von 5846 Samen 45,4 % in der oberen, 54,6 % in der unteren Hälfte. Da ein Unterschied zugunsten der unteren Hälfte auch bei den einzelnen Kreuzungen (mit einer Ausnahme) und bei den meisten Blüten vorhanden ist, kann man die — allerdings sehr geringe — Differenz mit großer Wahrscheinlichkeit noch als gesichert betrachten. — Zwischen der Stellung der Samen nach Bestäubung mit normalem und immerspaltendem Pollen scheint kein Unterschied zu bestehen.

Bei beiden Kreuzungen der violetten Sippe zusammen befanden sich von 248 Samen 21,4 % in der oberen und 78,6 % in der unteren Schotenhälfte. Die Differenz ist beträchtlich. Da bei allen Blüten ein Unterschied der Samenzahl in der oberen und unteren Schotenhälfte im gleichen Sinne vorhanden ist, kann kein Zweifel an der Sicherheit dieser Differenz bestehen.

Die Auszählungen bestätigen also — jedenfalls für die violette Sippe — die Beobachtung, daß sich die bei abgezählten Bestäubungen gebildeten, verhältnismäßig wenigen Samen, vorwiegend in der unteren Schotenhälfte befinden. Das kann nicht darauf beruhen, daß die unteren Samenanlagen in einem höheren Prozentsatz befruchtungsfähig sind als die oberen, da ja bei reichlicher Bestäubung alle vorhandenen Samenanlagen Samen ergeben. Auch bei abgezählten Bestäubungen scheinen sich alle befruchteten Samenanlagen weiter zu entwickeln, da keine tauben oder in der Entwicklung steckengebliebene Samen beobachtet wurden. Man muß daher schließen, daß die unteren Samenanlagen zuerst befruchtet werden.

Dieses Ergebnis ist sehr überraschend. Bei dem Bau des Fruchtknotens müssen nämlich die Pollenschläuche zuerst zu den obersten Samenanlagen kommen. Man wird vermuten, daß jeder Pollenschlauch in die nächstliegende Samenanlage eindringen wird. Dann wären bei einer geringen Zahl von zur Befruchtung gelangenden Pollenkörnern die meisten Samen in der oberen Schotenhälfte zu erwarten, wie das auch bei dem einzigen, bisher daraufhin untersuchten Objekt der Fall ist.

Die Beziehungen zwischen Pollenschlauch-Wachstum und Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten wurden von Correns (1918, 1921) bei dem zweihäusigen *Melandrium* untersucht. Der Hauptversuch benutzte einen früher mit anderen Methoden gefundenen Unterschied in der Wachstumsgeschwindigkeit von Pollenschläuchen verschiedener genetischer Konstitution als Kriterium. Die Schläuche der weibchenbestimmenden Pollenkörner wachsen im Durchschnitt schneller als die der männchenbestimmenden. Nach Bestäubung mit mäßig viel Pollen ergab die obere Hälfte des Fruchtknotens mehr Weibchen, die untere Hälfte mehr Männchen. Daraus konnte geschlossen werden, daß die zuerst ankommenden Pollenschläuche vorwiegend die oberen Samenanlagen befruchten.

In zwei anderen Versuchen konnte diese Frage noch genauer geprüft werden. Die Untersuchung von mit Pollenspuren erzeugten Früchten, bei denen das „Reifungsminimum" nicht erreicht worden war (1918, S. 1195; Ges.-Abhlg. 44, S. 943) hatte folgendes Ergebnis: „In solchen Früchten findet man

nun die wenigen tauben Samen zwar fast stets nur am oberen Drittel der Plazenta; es werden aber durchaus nicht immer bloß die obersten Samenanlagen befruchtet." In einem weiteren Versuch (1921, S. 338f.: Ges. Abhlg. 53, S. 1116f.) wurde ein Weibchen des weißblühenden *Melandrium album* zunächst mit sehr wenig Pollen des rotblühenden *Melandrium rubrum* bestäubt und nach 24 Stunden mit reichlichen Pollenmengen von *M. album* nachbestäubt. Dann wurden die Samen aus dem oberen Viertel der Kapsel getrennt von dem unteren Teil geerntet und ausgesät. Aus den Samen des oberen Kapselabschnittes gingen zwar vorwiegend die rotblühenden Bastarde, aber auch einige *album*-Pflanzen und aus dem Samen des unteren Kapselabschnittes vorwiegend weißblühende, aber auch einige rotblühende Pflanzen hervor. — Aus diesen beiden Versuchen muß geschlossen werden, daß die Befruchtung der Samenanlagen auch bei voller Tauglichkeit nicht streng in der Reihenfolge von oben nach unten erfolgt. „Was im einzelnen bestimmt, ob ein Pollenschlauch an der Samenanlage vorbeiwächst oder in sie eindringt, muß freilich erst durch weitere Untersuchungen ermittelt werden." (1918, S. 1195; Ges. Abhlg. 44, S. 944).

Es zeigt sich also, daß das Verhalten bei *Matthiola* nicht prinzipiell, sondern nur graduell von dem bei *Melandrium* verschieden ist. Bei *Melandrium* befruchten die ersten in den Fruchtknoten eindringenden Pollenschläuche vorwiegend die obersten, bei der violetten Sippe von *Matthiola* vorwiegend die untersten Samenanlagen. Das Verhalten der weißen Sippe, bei der die zuerst eindringenden Pollenschläuche etwa zu gleichen Teilen die oberen und unteren Samenanlagen befruchten, steht in der Mitte zwischen diesen beiden Extremen.

Die bei *Matthiola* gefundene Beziehung zwischen Pollenschlauchwachstum und Stellung der Samenanlagen im Fruchtknoten kann zunächst nicht weiter analysiert werden. Es lassen sich aber daraus schon jetzt einige Schlüsse über die Befruchtungsphysiologie ziehen. Es ist anzunehmen, daß die Samenanlagen bzw. Eizellen Stoffe abgeben, die das Pollenschlauchwachstum beeinflussen. Man braucht dabei nicht nur an spezifische, chemotropisch wirkende „Anlockungsstoffe" denken, es könnte sich auch um unspezifische wachstumsregulierende Substanzen handeln. Von Yasuda (1934) ist bei *Petunia* nachgewiesen worden, daß die Plazenta Stoffe abgibt, die im Griffel das Pollenschlauchwachstum fördern oder hemmen. Man kann nun annehmen, daß solche Substanzen je nach der Lage der Samenanlagen an der Plazenta in verschiedener Menge abgegeben werden. Das Verhalten bei der violetten Sippe von *Matthiola* wäre dann durch ein von oben nach unten ansteigendes Konzentrationsgefälle im Fruchtknoten zu erklären. — Es ist nicht überraschend, daß sich die Objekte verschieden verhalten. Branscheidt (1930) hat festgestellt, daß zwischen verschiedenen Spezies und Sippen erhebliche Unterschiede in der Wirkungsweise der Pollen- und Narbensekrete, welche beide das Pollenschlauchwachstum beeinflussen, vorhanden sein können.

6. Untersuchung der Nachkommenschaften

A. Fragestellung und Methodik

Durch die Aufzucht der Nachkommenschaften aus abgezählten Bestäubungen sollte entschieden werden, ob auch bei aufgehobener Konkurrenz der Pollenschläuche um die Eizellen ebenso wie bei gewöhnlicher (reichlicher) Bestäubung keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen. Diese Frage läßt sich schon durch die Untersuchung der F_1-Generationen der folgenden beiden Kreuzungen entscheiden.

1. Die Kreuzung immerspaltend S′s ♀ × immerspaltend S′s ♂:

a) Falls keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen, muß die Nachkommenschaft wie bei gewöhnlicher Bestäubung aus einfachen (S′s-) und gefüllten (ss-)Pflanzen im Verhältnis von etwa 1 : 1 bestehen. Die einfachen Pflanzen müssen alle kurzschotig sein.

b) Wenn aber S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen, muß ein höherer Prozentsatz einfacher Pflanzen gefunden werden. Im äußersten Falle — wenn alle S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen — wird die Nachkommenschaft in 1 S′S′ : 2 S′s : 1 ss aufspalten, also 3 einfache Pflanzen auf 1 gefüllte ergeben. Alle einfachen Individuen müssen ebenfalls kurzschotig sein. Infolge der sichergestellten, diplontisch subletalen Wirkung des Faktors S′ ist es jedoch wahrscheinlich, daß Pflanzen von der Konstitution S′S′ nicht lebensfähig sind. Dann wäre eine Spaltung von 2 : 1 zu erwarten.

2. Die Kreuzung konstant einfach SS ♀ × immerspaltend S′s ♂:

a) Falls keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen, müssen alle Nachkommen wie bei gewöhnlicher Bestäubung die Konstitution Ss haben, also einfach blühend und langschotig sein.

b) Wenn aber S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen, müssen außer langschotigen Pflanzen Ss, auch einfachblühende kurzschotige Individuen SS′ entstehen. Im äußersten Falle — bei Tauglichkeit sämtlicher S′-Pollenkörner — könnten lang- und kurzschotige Pflanzen im Verhältnis 1 : 1 gefunden werden.

Im Jahre 1933 sollte bei den ersten beiden Versuchsserien das Bestäubungsergebnis möglichst bald festgestellt werden, um Anhaltspunkte über die beste Methodik für weitere Versuche zu erhalten. Die Auszählung wurde daher schon zu einer Zeit vorgenommen, als die Samen zwar voll entwickelt, aber noch nicht reif waren. In den späteren Versuchsserien wurden die Samen erst zur Zeit der Vollreife (etwa 3 Monate nach der Bestäubung) ausgezählt und geerntet.

Von den Kreuzungen immerspaltend S′s ♀ × immerspaltend S′s ♂ und normal SS ♀ × immerspaltend S′s ♂ wurden in den Jahren 1934 und 1935 Nachkommenschaften aufgezogen.

Bei der Aufzucht im Jahre 1934 (S′s weiß ♀ × S′s weiß ♂, III. Serie) wurden die Samen aus den einzelnen Blüten, soweit sie von gleichen Eltern stammten, zusammen ausgesät. — Auf Grund der bei *Matthiola* gefundenen Beziehung zwischen Pollenschlauchwachstum und Stellung der Samenanlagen, war zu vermuten, daß die langsamer wachsenden S′-Pollenschläuche — falls

überhaupt — vorwiegend die oberen Samenanlagen befruchten würden. Bei allen Aufzuchten im Jahre 1935 wurden daher nicht nur die Samen aus jeder einzelnen Blüte, sondern auch die aus der oberen und unteren Schotenhälfte stammenden, getrennt ausgesät. Auf die Wiedergabe der Ergebnisse aus den beiden Schotenhälften kann verzichtet werden, da keine S'-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind und sich auch sonst (z. Bspl. hinsichtlich der Häufigkeit von Pflanzen mit größerer oder geringerer Schotenlänge innerhalb der langschotigen) keine Unterschiede ergaben. — Auch die Ergebnisse der einzelnen Kreuzungen innerhalb jeder Bestäubungsserie werden nicht besonders aufgeführt, da bei den Kreuzungen S's ♀ × S's ♂ die einzelnen Familien sehr klein waren und bei den Kreuzungen SS ♀ × S's ♂ keine Spaltung auftrat.

B. Ergebnisse

1. Nachkommenschaften aus Kreuzungen immerspaltend S's ♀ × immerspaltend S's ♂. Weiße und violette Sippe

a) Weiße Sippe

Von den Bestäubungen S's weiß ♀ × S's weiß ♂ III. Serie (September/Oktober 1933, S. 452) wurden 15 verschiedene Kreuzungen unter den Versuchsnummern **109—123** am 23. III. 1934 ausgesät. Die Samen waren aus äußeren Gründen (die Reife zog sich über den Winter hin) nicht sehr gut entwickelt. Von insgesamt 127 Samen wurden nur 93 als „gut" bezeichnet. Es wurden 89 Keimlinge erhalten. Von 80 blühenden Pflanzen waren 38 einfach und 42 gefüllt. Die Pflanzen waren etwas schwächlich. Alle einfachen Individuen waren kurzschotig, die Schoten waren sehr kurz (5,5 bis 6 cm), z. T. sogar extrem kurz. Die schwache Entwicklung und die geringe Schotenlänge der Pflanzen hängt wohl mit der ungenügenden Ausbildung der Samen zusammen, aus denen sie entstanden sind.

Von den Bestäubungen S's weiß ♀ × S's weiß ♂ aus der IV. Serie (Juni 1934, S. 446) wurden 3 verschiedene Kreuzungen[1]) unter den Versuchsnummern **159—164** am 22. II. 1935 ausgesät. Von 34 Samen keimten 33. Von 32 blühenden Pflanzen waren 13 einfach und 19 gefüllt. Die einfachen Pflanzen waren alle kurzschotig (etwa 6,5 cm im Durchschnitt).

Von den Bestäubungen S's weiß ♀ × S's weiß ♂ VI. Serie (Juli 1934, S. 453) wurden 10 verschiedene Kreuzungen[2]) unter den Versuchsnummern **198—229** am 22. II. 1935 ausgesät. Von 128 Samen keimten 127. Von 120 blühenden Pflanzen waren 53 einfach und 67 gefüllt. Die einfachen Individuen

[1]) Zwischen 3 Mutterpflanzen und 1 Pollenlieferanten. Die 3 Mutterpflanzen und der Pollenlieferant gaben 1 : 1 spaltende Nachkommenschaften (Tab. 7, Nr. 1—4).

[2]) Zwischen 5 Mutterpflanzen und 3 Pollenlieferanten. Die 5 Mutterpflanzen und die 3 Pollenlieferanten gaben 1 : 1 spaltende Nachkommenschaften (Tab. 7, Nr. 5—7 und 9—13).

waren alle kurzschotig. Die Schoten waren besonders kurz (5,0—6,0 cm im Durchschnitt), wahrscheinlich weil die Pflanzen aus „letzten" und daher schlechter ausgebildeten Samen stammten. Einige Individuen (meist kleinwüchsige) hatten besonders kleine Schoten (3,0—4,0 cm). — Man könnte nun daran denken, daß unter diesen extrem kurzschotigen Pflanzen Typen von der Konstitution S′S′ vorkommen. Diese Möglichkeit wurde geprüft, obwohl ja schon aus der Spaltung der F_1-Generation zu schließen war, daß keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind und dann auch keine S′S′-Individuen — falls diese überhaupt lebensfähig sind — entstanden sein können. Im Jahre 1936 wurde von 4 Pflanzen, darunter 3 besonders kurzschotigen, eine F_2-Generation aufgezogen (Tab. 32).

Tabelle 32

F_2-Spaltungen (Aussaat 1936) der Kreuzung S′s weiß ♀ × S′s weiß ♂ (VI. Serie abgezählter Bestäubungen)

Herkunft	F_1-Pflanze	Schotenlänge in cm	Aussaat Nr.	F_2-Spaltung		
				n	Einfach	Gefüllt
49 DB♀×49 BY♂, VI. Serie	208 FA	6,5—7,0	397	41	21	20
„ , „	210 FA	4,0	398	35	12	23
49 DR♀×49 BY♂, „	221 FA s. schwach	2,5—3,0	399	46	21	25
49 DQ♀×49 BY♂, „	227 FA schwach	4,0—5,0	400	26	13	13

Die F_2-Generationen spalteten alle wieder in Einfache und Gefüllte im Verhältnis 1:1 auf. Die einfachen Pflanzen waren alle kurzschotig (6,5—7,0 cm). Auch die Familie **399** hatte durchschnittlich 7,0 cm lange Schoten, die sehr kurzen Schoten der Mutter müssen also wohl nur phänotypisch bestimmt gewesen sein. — Es hatten also auch die extrem kurzschotigen F_1-Pflanzen die Konstitution S′s.

b) Violette Sippe

Von den Bestäubungen S′s violett ♀ × S′s violett ♂ VII. Serie (August 1934, S. 453) wurden 8 verschiedene Kreuzungen[1]) unter den Versuchsnummern **281—296** am 8. III. 1935 ausgesät. Von 52 Samen keimten 46. Von 39 blühenden Pflanzen waren 19 einfach und 20 gefüllt. Alle einfachen Individuen waren kurzschotig (3,5—3,8 cm im Durchschnitt).

Von den Bestäubungen S′s violett ♀ × S′s violett ♂ VIII. Serie (September 1934, S. 454) wurden 6 verschiedene Kreuzungen[2]) unter den Versuchsnummern

[1]) Zwischen 5 Mutterpflanzen und 4 Pollenlieferanten. Von 4 Mutterpflanzen und den 4 Pollenlieferanten wurden Nachkommenschaften aufgezogen, die im Verhältnis 1:1 spalteten (Tab. 5, Nr 1—8)

[2]) Zwischen 5 Mutterpflanzen und 2 Pollenlieferanten. Von 4 Mutterpflanzen und den 2 Pollenlieferanten wurden Nachkommenschaften aufgezogen, die im Verhältnis 1:1 spalteten (Tab. 5, Nr. 9—14).

306—319 am 8. III. 1935 ausgesät. Von 57 Samen keimten 54. Von 51 blühenden Pflanzen waren 22 einfach und 29 gefüllt. Alle einfachen Individuen waren kurzschotig (3,5 cm im Durchschnitt).

2. Nachkommenschaften aus Kreuzungen normal SS ♀ × immerspaltend S′s ♂. Weiße Sippe

a) F_1-Nachkommenschaften

Von den Bestäubungen SS weiß ♀ × S′s weiß ♂ aus der IV. Serie (Juni 1934, S. 446) wurden 3 verschiedene Kreuzungen[1]) unter den Versuchsnummern **139—158** am 22. II. 1935 ausgesät. 146 Samen keimten zu 100 %. Die 140 blühenden Pflanzen waren alle einfach. 3 Individuen hatten eine Schotenlänge von etwa 6,0 cm, 12 von etwa 7,0 cm, 101 von etwa 8,0 und 20 von etwa 9,0 cm.

Von den Bestäubungen SS weiß ♀ × S′s weiß ♂ aus der V. Serie (Juli 1934, S. 449) wurden 6 verschiedene Kreuzungen[2]) unter den Versuchsnummern **172—197** am 22. II. 1935 ausgesät. Von 215 Samen keimten 214. Die 199 blühenden Pflanzen waren alle einfach. 2 Individuen hatten eine Schotenlänge von etwa 5,0 cm, 8 von etwa 6,0 cm, 77 von etwa 7,0 cm, 97 von etwa 8,0 und 4 von etwa 9,0 cm.

Die Schotenlänge war also bei den F_1-Nachkommenschaften aus beiden Bestäubungsserien im Durchschnitt niedriger als bei anderen normalen Familien. Da die F_1-Nachkommenschaften der an den Kreuzungen beteiligten, konstant einfachen Pflanzen aus der Familie 48 nach gewöhnlicher Bestäubung ebenfalls relativ kurzschotig waren (vgl. S. 406), ist sicherlich auch hier mindestens die Mehrzahl der F_1-Individuen normal. Das kann nur bei Pflanzen mit einer Schotenlänge unter 7,0 cm (dem durchschnittlichen oberen Grenzwert bei immerspaltenden Individuen) zweifelhaft erscheinen. Bei diesen handelt es sich aber fast ausschließlich um schwache, kleinwüchsige Exemplare, also offenbar auch noch um Minus-Varianten einer „langschotigen" Population. Es bestand aber natürlich auch die gerade in diesen Versuchen zu prüfende Möglichkeit, daß infolge der aufgehobenen Pollenschlauchkonkurrenz echt kurzschotige Individuen von der Konstitution SS′ entstanden waren. Daher wurde von möglichst allen relativ kurzschotigen (mit einer Schotenlänge von 7 cm und darunter) und zum Vergleich von einigen relativ langschotigen Pflanzen, F_2-Generationen herangezogen.

b) F_2-Nachkommenschaften

Die F_2-Nachkommenschaften von F_1-Pflanzen aus beiden Bestäubungsserien wurden im Jahre 1936 aufgezogen und spalteten in völlig unerwarteter

[1]) Zwischen 3 Mutterpflanzen und 1 Pollenlieferanten. Die 3 Mutterpflanzen gaben konstant einfache (Tab. 6, Nr. 1—3), der Pollenlieferant eine 1 : 1 spaltende (Tab. 7, Nr. 1) Nachkommenschaften.

[2]) Zwischen 5 Mutterpflanzen und 3 Pollenlieferanten. Die 5 Mutterpflanzen gaben konstant einfache (Tab. 6, Nr. 4—8), die 3 Pollenlieferanten 1 : 1 spaltende (Tab. 7, Nr. 6—8) Nachkommenschaften.

Weise auf (Tab. 33). Nur wenige Familien zeigten erwartungsgemäß eine klare 3 : 1-Spaltung (z. B. Nr. **335**, **341**, **364**, **385**), einige einen Überschuß an Gefüllten (z. B. Nr. **345**, **374**, **395**), die meisten einen geringen bis sehr großen Überschuß an Einfachen. Bei einigen Familien (z. B. **355**, **366**, **372**, **377**, **383**, **390**) traten nur ganz vereinzelt Gefüllte auf und zwei Familien (Nr. **342** und **386**) gaben ausschließlich Einfache. — Zwischen den Faktoren s (gefüllt) und w (gelbliche Plastidenfarbe) wurde Austausch beobachtet. Insgesamt traten 12 einfach-gelbe und 18 gefüllt-weiße Austauschindividuen auf.

Alle einfachen Pflanzen waren in allen Familien, auch in solchen mit ausschließlich oder ganz überwiegend einfachen Pflanzen, langschotig (9,0 bis 9,5 cm im Durchschnitt). Die beiden konstant einfachen Familien **342** und **386** wurden besonders eingehend untersucht. In der Familie **342** hatten 24 Pflanzen eine Schotenlänge von etwa 9,0—9,5 cm, 10 von etwa 8,0 cm und 9 von etwa 7,0 cm. In der Familie **386** waren alle Individuen ausgesprochen langschotig (9,5—10,0 cm). Es ist demnach sichergestellt, daß von den 68 geprüften F_1-Pflanzen (darunter 35 mit relativ kurzen Schoten) keine die Konstitution S′S hatte.

Die abnormen Spaltungen, die sowohl in der Nachkommenschaft von relativ kurzschotigen als auch von relativ langschotigen F_1-Pflanzen auftraten, sind demnach für unsere Fragestellung ohne unmittelbare Bedeutung. Eine nähere genetische Analyse ist nicht möglich, da trotz der ausgeprägten Autogamie Fremdbestäubungen vorgekommen sein können und die Zahlen viel zu klein sind. Man kann im einzelnen Falle natürlich nicht entscheiden, ob die beobachteten Abweichungen noch innerhalb der Fehlergrenzen einer 3 : 1-Spaltung liegen. Bei Betrachtung der Gesamtheit der Ergebnisse, kann aber kein Zweifel bestehen, daß jedenfalls der Überschuß an Einfachen in vielen Fällen echt ist. Die Mehrzahl der F_1-Pflanzen muß die Konstitution Ss gehabt haben. Es ist daher zu vermuten, daß der Überschuß an Gefüllten in der Nachkommenschaft auf einer Benachteiligung der s-Pollenkörner bei der Befruchtung beruht. Wie mir Herr Prof. Kappert freundlicherweise mitteilte, hat er bei der gleichen Sippe ähnliche Abweichungen beobachtet. Er nimmt an, daß bei den 1 : 1 spaltenden Familien ein mit dem Faktor w (gelbe Blütenfarbe) und daher auch mit dem Faktor s eng gekoppelter, besonderer gametophytischer Letalfaktor vorkommt, der die Konkurrenzfähigkeit der Pollenschläuche herabsetzt.

Wie das Auftreten der beiden konstant einfachen Familien **342** und **386** zu erklären ist, kann nicht entschieden werden. Da die betreffenden F_1-Pflanzen sicher nicht die Konstitution S′S (vgl. oben) hatten, so können sie nur die Konstitution SS oder Ss gehabt haben.

Wenn die F_1-Pflanzen **153** FB und **191** FA die Konstitution SS hatten, müssen sie ihren Ursprung einem durch ungenügende Kastration unbeabsichtigt zur Befruchtung gelangten normalen Pollenkorn verdanken. Dann könnte man schließen, daß auch die Familien, in denen Gefüllte nur ganz vereinzelt auftreten, ebenfalls von solchen SS-Pflanzen abstammen und die Gefüllten nur durch Fremdbestäubung entstanden sind. Es besteht aber auch die Möglichkeit, daß die F_1-Pflanzen 153 FB und 191 FA die Konstitution Ss hatten und in der

Tabelle 33

F_2-Spaltungen (Aussaat 1936) der Kreuzung SS weiß ♀ × S's weiß ♂ (IV. und V. Serie abgezählter Bestäubungen)

Die F_1-Individuen mit einer Schotenlänge von 7,0 cm und darunter sind mit einem * bezeichnet

Herkunft	F_1-Pflanze	Schotenlänge in cm	Aussaat Nr.	F_2-Spaltung		
				n	Einfach	Gefüllt
48 O ♀ × 49 U ♂, IV. Serie	139 FA	8,5—9,0	327	38	32	6
„ , „	„ FB (schwach)	7,0*	328	40	28 (1 gelb)	12 (2 weiß)
„ , „	141 FA (schwach)	7,5	329	37	33	4
„ , „	„ FB	8,5—9,0	330	41	36	5 (1 weiß)
48 A ♀ × 49 U ♂, „	143 FA (schwach)	7,0*	331	40	35 (1 gelb)	5
„ , „	„ FB (schwach)	6,0—6,5*	332	38	32	6 (1 weiß)
„ , „	145 FA (schwach)	8,5—9,0	333	39	32	7
„ , „	„ FB (schwach)	6,0*	334	36	32	4
„ , „	146 FA (schwach)	7,5	335	24	18	6
„ , „	147 FA	7,5—8,0	336	47	41	6
„ , „	148 FA	9,0	338	40	35	5
48 B ♀ × 49 U ♂, „	149 FA (schwach)	7,5—8,0	339	32	30	2
„ , „	„ FB (schwach)	7,5	340	35	24	11
„ , „	153 FA	8,5	341	46	35	11 (1 weiß)
„ , „	„ FB	7,0*	342	47	47	—
„ , „	„ FC (schwach)	7,5—8,0	343	35	31	4
„ , „	154 FA (schwach)	7,0—7,5	344	25	21	4
„ , „	„ FB (schwach)	7,5	345	31	21	10
„ , „	155 FA	9,0	346	12	11	1
„ , „	156 FA (schwach)	7,0*	347	12	9	3
„ , „	„ FB	7,5—8,0	348	47	38 (1 gelb)	9
„ , „	„ FC (schwach)	7,0—7,5	349	39	32	7
„ , „	158 FA (s. schwach)	6,5*	350	38	33	5
„ , „	„ FB (schwach)	7,5—8,0	351	36	30	6 (1 weiß)
„ , „	„ FC (schwach)	7,5—8,0	352	34	24	10
„ , „	„ FD (schwach)	7,0*	353	36	30	6
„ , „	„ FE	9,0	354	45	37 (1 gelb)	8 (1 weiß)
48 AQ ♀ × 49 DU ♂, V. Serie	172 FA	7,0*	355	47	45	2
„ , „	173 FA	6,5—7,0*	356	43	37	6 (1 weiß)
„ , „	„ FB (s. schwach)	5,0—5,5*	357	20	16 (1 gelb)	4
„ , „	„ FC (schwach)	6,5—7,0*	358	34	31	3 (1 weiß)
„ , „	„ FD (schwach)	6,5*	359	4	4	—
„ , „	174 FA (schwach)	6,5*	360	26	21	5
„ , „	„ FB (schwach)	7,5	361	25	18	7
„ , „	175 FA (schwach)	6,0*	362	36	29	7
„ , „	„ FB (schwach)	7,0*	363	40	36	4 (1 weiß)
„ , „	„ FC	8,0—8,5	364	46	35	11 (2 weiß)
48 BH ♀ × 49 CZ ♂, „	176 FA (schwach)	7,0*	365	48	36	12 (1 weiß)

Tabelle 33 (Fortsetzung)

Herkunft	F_1-Pflanze	Schotenlänge in cm	Aussaat Nr.	F_2-Spaltung n	Einfach	Gefüllt
48 BH♀ × 49 EK ♂, V. Serie	178 FA	8,5	366	41	40 (1 gelb)	1 (weiß)
„ , „	„ FB	7,0—7,5	367	31	28	3
„ , „	179 FA	6,5*	368	40	33	7
„ , „	181 FA	4,5*	369	42	32	10
„ , „	„ FB	9,0	370	27	18	9
48 BP♀ × 49 DU ♂, „	182 FA	8,5	371	38	34	4
„ , „	183 FA (schwach)	6,5—7,0*	372	46	43	3
„ , „	„ FB (schwach)	6,5—7,0*	373	37	32	5
„ , „	„ FC (schwach)	7,0—7,5	374	29	18	11 (1 weiß)
„ , „	184 FA	6,5—7,0*	375	47	40	7 (1 weiß)
„ , „	„ FB	8,0	376	27	23	4
„ , „	185 FA (schwach)	6,5—7,0*	377	46	43 (2 gelb)	3
„ , „	„ FB	7,0*	378	43	38	5
„ , „	„ FC (schwach)	6,0—6,5*	379	21	17	4
„ , „	186 FA (schwach)	6,5—7,0*	380	46	41	5
„ , „	187 FA (schwach)	6,5—7,0*	381	32	23 (1 gelb)	9
„ , „	„ FB	7,0*	382	45	41 (1 gelb)	4
48 BL♀ × 49 CZ ♂, „	188 FA	8,0—8,5	383	39	37	2
„ , „	189 FA (schwach)	6,0—6,5*	384	29	24	5
„ , „	190 FA	7,0—7,5	385	28	21	7
„ , „	191 FA	9,0—9,5	386	43	43	—
„ , „	193 FA (schwach)	7,0*	387	48	42	6
„ , „	„ FB	8,5	388	37	31	6
„ , „	„ FC	7,0*	389	27	25	2
48 BD♀ × 49 CZ ♂, „	194 FA	6,5*	390	46	45	1
„ , „	195 FA (schwach)	7,0*	391	42	39	3 (1 weiß)
„ , „	196 FA (schwach)	8,0	392	41	38	3
„ , „	197 FA	8,0—8,5	393	38	36	2 (1 weiß)
„ , „	„ FB (s. schwach)	6,0—6,5*	394	36	29 (1 gelb)	7
„ , „	„ FC (schwach)	6,5—7,0*	395	45	31 (1 gelb)	14

Nachkommenschaft bloß wegen besonders starker Hemmung der s-Pollenschläuche keine Gefüllten aufgetreten sind. Die zweite Möglichkeit hat angesichts des zweifellos in diesem Material vorkommenden Rezessiven-Defizits die größere Wahrscheinlichkeit für sich.

C. Zusammenfassung

Aus abgezählten Bestäubungen immerspaltend S's♀ × immerspaltend S's ♂ wurden in der Nachkommenschaft bei der violetten Sippe insgesamt 41 Einfache und 49 Gefüllte, bei der weißen Sippe insgesamt 104 Einfache und 128 Gefüllte erhalten. Das gefundene Zahlenverhältnis von etwa 1 einfach : 1 gefüllt entspricht dem bei gewöhnlicher Bestäubung erhaltenen. Daraus

muß man schließen, daß keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind.

Aus abgezählten Bestäubungen normal SS ♀ × immerspaltend S′s ♂ bei der weißen Sippe wurden insgesamt 339 einfache Nachkommen erhalten. Die Mehrzahl war deutlich langschotig. Von fast allen relativ kurzschotigen und vergleichsweise von einigen relativ langschotigen Pflanzen wurden F_2-Generationen herangezogen. Diese spalteten größtenteils in abnormer Weise (meist trat ein Überschuß an Einfachen auf). Aber alle F_2-Nachkommenschaften (darunter 35 von relativ kurzschotigen Pflanzen) bestanden ausschließlich aus langschotigen Individuen. Daraus folgt, daß in der F_1 keine Pflanzen von der Konstitution S′S entstanden sind.

7. Diskussion der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens

A. Überblick über die Ergebnisse

Die vergleichenden Bestäubungen mit normalem und immerspaltendem Pollen sind in Tabelle 34 übersichtlich zusammengestellt. Soweit verschiedene Bestäubungsarten bei beiden Pollensorten unterschiedliche Ergebnisse hatten (I. Serie weiße Sippe, II. Serie weiße und violette Sippe), werden nur noch die oben besprochenen Teilergebnisse angeführt, welche sich auf die jeweils für den immerspaltenden Pollen günstigste Bestäubungsart beziehen. Im ganzen liegen dann 7 Versuche vor, die — nach der Höhe der relativen Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geordnet — mit A—G bezeichnet werden. Die Versuche können wir nach ihrem Ergebnis in 3 Gruppen einteilen:

Gruppe α: Bei den Versuchen A und B liegt eine statistisch völlig gesicherte Differenz zwischen beiden Pollensorten vor. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt etwa 50 % (49 % bzw. 51 %).

Gruppe β: Bei den Versuchen C, D, E und F liegt keine statistisch gesicherte Differenz zwischen beiden Pollensorten vor. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 73 %, 77 %, 85 % und 94 %, sie ist zwar in jedem Falle geringer als die des normalen, aber wesentlich höher als 50 %.

Gruppe γ: Bei dem Versuch G liegt ebenfalls keine statistisch gesicherte Differenz zwischen beiden Pollensorten vor. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 121 %, offenbar besteht kein Unterschied der Befruchtungsfähigkeit zwischen normalem und immerspaltendem Pollen.

Mit einer Ausnahme war also die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geringer als die des normalen — wie nach den Ergebnissen der Pollenkeimungsversuche zu erwarten war. Es soll nun versucht werden, eine Deutung der in den einzelnen Versuchen sehr verschieden hohen relativen Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens zu finden.

Tabelle 34

Zusammenstellung der Ergebnisse vergleichender Bestäubungen mit normalem und immerspaltendem Pollen

Versuch	Bestäubungsserie	Pollen	Zahl der Blüten	Prozentzahl der durchschnittlich zur Befruchtung gelangten Pollenkörner	Mittelwert der Samenzahl pro Blüte	σ	Kastrationsfehler: Samen pro Blüte	Differenz normaler Pollen – – immerspaltender Pollen $\pm$ m	Relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens	Fehlerspielraum der relativen Befruchtungsfähigkeit bei Zugrundelegung des zweifachen mittleren Fehlers
A	V. Serie, weiße Sippe normale Mutter	normal	160	*38*	18,9 $\pm$ 0,6	$\pm$ 7,9	0,3	+ 9,7 $\pm$ 0,7	49%	42%—57%
		immerspaltend	160	*19*	9,3 $\pm$ 0,4	$\pm$ 5,0	„			
B	I. Serie, violette Sippe normale Mutter	normal	65	*21*	8,4 $\pm$ 0,8	$\pm$ 6,4	0,1	+ 4,1 $\pm$ 1,2	51%	25%—88%
		immerspaltend	46	*11*	4,2 $\pm$ 0,9	$\pm$ 5,8	„			
C	I. Serie, weiße Sippe normale Mutter *Teilergebnis*	normal	39	*14*	5,7 $\pm$ 1,1	$\pm$ 7,0	0,2	+ 1,5 $\pm$ 1,2	73%	39%—150%
		immerspaltend	40	*11*	4,2 $\pm$ 0,5	$\pm$ 3,4	„			
D	IV. Serie, weiße Sippe immerspaltde. Mutter	normal	30	*17*	8,3 $\pm$ 1,0	$\pm$ 5,2	0,0	+ 2,0 $\pm$ 1,1	77%	53%—115%
		immerspaltend	31	*13*	6,4 $\pm$ 0,5	$\pm$ 2,8	„			
E	IV. Serie, weiße Sippe normale Mutter	normal	32	*22*	11,1 $\pm$ 1,6	$\pm$ 8,8	1,0	+ 1,7 $\pm$ 1,7	85%	55%—138%
		immerspaltend	32	*19*	9,5 $\pm$ 0,8	$\pm$ 4,5	„			
F	II. Serie, violette Sippe normale Mutter *Teilergebnis*	normal	44	*16*	7,8 $\pm$ 1,3	$\pm$ 8,5	0,0	+ 0,5 $\pm$ 1,6	94%	52%—176%
		immerspaltend	28	*15*	7,3 $\pm$ 1,0	$\pm$ 5,1	„			
G	II. Serie, weiße Sippe normale Mutter *Teilergebnis*	normal	30	*23*	9,3 $\pm$ 0,9	$\pm$ 4,9	1,2	— 2,0 $\pm$ 1,5	121%	80%—183%
		immerspaltend	31	*28*	11,3 $\pm$ 1,2	$\pm$ 6,9	„			

B. Diskussion der Ergebnisse bei Annahme einer herabgesetzten, aber nicht ganz aufgehobenen Befruchtungsfähigkeit der S′-Pollenkörner

Wenn man alle 7 Versuche als einander gleichwertig ansieht, liegt zunächst die Annahme einer herabgesetzten, aber nicht ganz aufgehobenen Befruchtungsfähigkeit der S′-Pollenkörner nahe. Bei gonisch bedingter Sterilität des immerspaltenden Pollens könnte die Wachstumsgeschwindigkeit der S′- geringer als die der s-Pollenschläuche sein, ohne daß eine völlige Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner vorzuliegen braucht (vgl. S. 429). Nach dieser Annahme müßte bei den abgezählten Bestäubungen ein Teil der S′-Pollenschläuche zur Befruchtung gelangt sein, da hier die Konkurrenz der Pollenschläuche um die Eizellen aufgehoben ist.

Die Verschiedenheit unserer Ergebnisse wäre auf eine, je nach der speziellen genetischen Konstitution der Versuchspflanzen oder je nach den äußeren Bedingungen verschieden starke Hemmung der S′-Pollenschläuche zurückzuführen. Es sind entweder keine (Gruppe α), oder einige (Gruppe β) oder schließlich alle (Gruppe γ) S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt. Unter den Nachkommen aus den Versuchsgruppen γ und β müßten sich dann Pflanzen mit dem Faktor S′ finden.

Die Nachkommenschaft des Versuches G (Gruppe γ) konnte leider nicht aufgezogen werden, da die Samen nicht geerntet wurden. Die Nachkommenschaften aus den Versuchen D[1]) und E[2]) (Gruppe β) zeigen aber, daß hier nicht ein einziges S′-Pollenkorn zur Befruchtung gelangt ist. Daraus kann man schließen, daß auch in den übrigen Versuchen mit einer über 50 % hinausgehenden relativen Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens keine S′-Pollenkörner befruchtet haben. Die Verschiedenheit der Ergebnisse läßt sich also nicht durch die Annahme einer lediglich verminderten, aber nicht ganz aufgehobenen Befruchtungsfähigkeit des S′-Pollens deuten.

Die in unseren Versuchen beobachtete Herabsetzung der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens muß daher entweder somatisch bedingt sein und sich auf den Pollen im ganzen beziehen, oder streng selektiv sein und alle S′-Pollenkörner treffen.

C. Diskussion der Ergebnisse bei Annahme einer völligen Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner

Wir wollen nun prüfen, ob die Annahme einer völligen Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner trotz der Verschiedenheit der Ergebnisse in den einzelnen Versuchen möglich ist. Der als letzter ausgeführte Versuch A (V. Serie) war sehr viel umfangreicher und wurde unter besseren Versuchsbedingungen ausgeführt als die Versuche B bis G. Aus methodischen Gründen kommt also der V. Serie eine weit größere Beweiskraft zu als jedem der anderen Versuche. Wir müssen daher diese Serie als typisch ansehen und bei der Deutung der Gesamtheit der Versuche von ihr ausgehen.

---

[1]) S′s ♀ × S′s ♂: Aussaatnummern **159—164**, S. 463.

[2]) SS ♀ × S′s ♂: Aussaatnummern **139—158**, S. 465.

1. Der Versuch A (Gruppe *a*)

Bei diesem Versuch (V. Serie) wurden je 160 Blüten mit normalem und immerspaltendem Pollen bestäubt. Die methodischen Voraussetzungen (einheitliche und gleichmäßige Bestäubungsart) und die Versuchsbedingungen (große Auswahl an kräftigen, reichlich blühenden Versuchspflanzen; warmes und trockenes Wetter) waren die denkbar besten. Die Ergebnisse dieses wichtigsten Versuches (S. 449—452) sollen zunächst noch einmal kurz wiederholt werden.

Die Variantenverteilung nach Bestäubung mit normalem und immerspaltendem Pollen zeigt in graphischer Darstellung Fig. 2. Da sich infolge der großen Variationsbreite — sie reicht beim normalen Pollen von 0 bis 36 Samen pro Blüte — kleinere Unregelmäßigkeiten zeigen, wurden jeweils 6 natürliche Klassen zu einer neuen zusammengezogen. Der Wert 2,5 z. B. stellt also den Mittelwert einer künstlichen Klasse dar, welche die Samenzahlen 0—5 umfaßt.

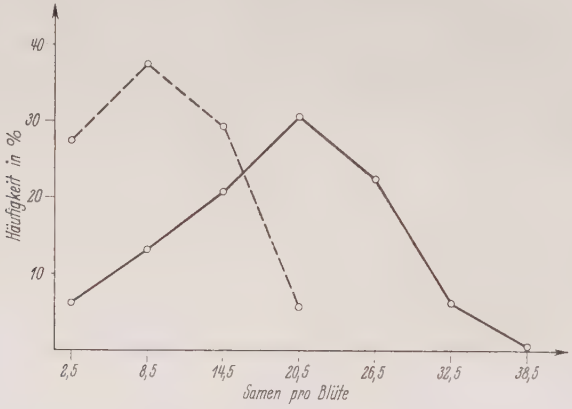

Fig. 2. Variationspolygone der Samenzahl pro Blüte nach Bestäubung mit je 50 Körnern von normalem ——— ($M = 18{,}9 \pm 0{,}6$) und immerspaltendem ——— ($M = 9{,}3 \pm 0{,}4$) Pollen. (V. Bestäubungsserie).

Nach Bestäubung mit je 50 Pollenkörnern gab normaler Pollen 18,94 $\pm$ 0,62, immerspaltender 9,29 $\pm$ 0,39 Samen pro Blüte im Mittel. $\frac{\text{Diff.}}{\text{m Diff.}} = 13{,}08$. Die durchschnittliche relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt 49,1 %, bei Zugrundelegung des einfachen mittleren Fehlers kann sie zwischen 46 % und 53 % und selbst bei Zugrundelegung des dreifachen mittleren Fehlers nur zwischen 39 % und 61 % liegen. Es ist also statistisch völlig sichergestellt, daß in diesem Versuch die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur **halb** so groß wie die des normalen ist.

Kann man nun auf Grund dieses Ergebnisses annehmen, daß auch die potentielle Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur 50 %

beträgt? Dagegen ließe sich formal der gleiche Einwand erheben, der gegen die entsprechende Deutung der Pollenkeimungsversuche in vitro von Waddington (1929) gemacht wurde, da ja von den normalen Pollenkörnern nur 38 % zur Befruchtung gelangt sind. Es wäre denkbar, daß unter günstigeren Versuchsbedingungen, die eine 100prozentige Befruchtung des normalen Pollens ergäben, auch über die Hälfte des immerspaltenden zur Befruchtung gelangen würde. Dieser Einwand fällt aber bei den abgezählten Bestäubungen von vorneherein nicht so stark ins Gewicht, weil es sich hier nicht um die Keimung auf künstlichen Medien, sondern um die Keimung unter natürlichen (wenn auch abgeänderten) Bedingungen auf der Narbe handelt. Vor allem sind aber die methodischen Grundlagen für die abgezählten Bestäubungen so eingehend untersucht und der Einfluß verschiedener Versuchsbedingungen auf die Befruchtungsfähigkeit der beiden Pollensorten vergleichend geprüft worden (siehe S. 455 bis 456), daß der Einwand keine Berechtigung hat. Einerseits stellt die beim normalen Pollen erzielte Befruchtungsfähigkeit von 38 % wohl das Maximum dessen dar, was überhaupt bei *Matthiola* mit der Methode der abgezählten Bestäubungen zu erreichen ist (vgl. die Diskussion über abgezählte Bestäubungen im allgemeinen, S. 457). Andererseits sind in den methodischen Versuchen die für den immerspaltenden Pollen optimalen Versuchsbedingungen ermittelt worden. Diese waren hier realisiert. — Wir können demnach fast mit Sicherheit den Schluß ziehen, daß auch die potentielle Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur 50 % beträgt.

Die als befruchtungsunfähig angenommene Hälfte des immerspaltenden Pollens muß die S′-Pollenkörner darstellen — wie aus dem züchterischen Verhalten folgt. Durch Aufzucht der Nachkommenschaft[1]) konnte auch für diesen Versuch nachgewiesen werden, daß keine S′-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen.

2. Die Versuche B—G

Die Versuche B—G sind weniger umfangreich (bei jeder Serie wurden durchschnittlich nur etwa 30 Blüten mit normalem und immerspaltendem Pollen bestäubt) und wurden vor dem Versuch A unter weniger günstigen Versuchsbedingungen durchgeführt. Der Fehlerspielraum der relativen Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens — selbst unter Zugrundelegung nur des zweifachen mittleren Fehlers — ist in allen Fällen so groß, daß sich bei Betrachtung dieser 6 Versuche allein die Annahme einer Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner weder beweisen noch widerlegen läßt[2]). Nunmehr scheidet aber die Möglichkeit einer nur somatisch bedingten Sterilität aus,

[1]) SS ♀ × S′s ♂: Aussaatnummern **172—197**, S. 465.

[2]) Im Jahre 1933 lagen nur die Ergebnisse der Versuche B, C, F und G (I. und II. Bestäubungsserie) vor. Danach mußte es sogar für wahrscheinlicher gehalten werden, daß keine Elimination einer 50 % der Pollenkörner umfassenden Klasse erfolgt. Die ersten Ergebnisse sprachen also eher für die Konversionserklärung (vgl. Kuhn 1934).

da der Versuch A eindeutig für die Annahme einer Befruchtungsunfähigkeit der Hälfte des immerspaltenden Pollens spricht. Wir wollen prüfen, ob sich diese Deutung auch aus den Versuchen selbst begründen läßt.

a) Versuch B (Gruppe α)

Bei dem Versuch B (I. Serie violette Sippe) betrug die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens 51 %, der Fehlerspielraum war aber verhältnismäßig groß. Nunmehr kann wohl kein Zweifel bestehen, daß auch hier die S′-Pollenkörner nicht zur Befruchtung gelangt sind.

b) Versuche C—F (Gruppe β)

Die Ergebnisse der Versuche C—F sind mit der Annahme einer 50prozentigen potentiellen Befruchtungsunfähigkeit des immerspaltenden Pollens nicht ohne weiteres vereinbar, weil die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens weit mehr als 50 % (73 %, 77 %, 85 %, 94 %) beträgt. Der Fehlerspielraum war allerdings so groß, daß eine relative Befruchtungsfähigkeit von nur 50 % vorliegen kann. Vor allem läßt sich aber die beobachtete hohe relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens darauf zurückführen, daß sich in diesen Versuchen die beiderlei Pollenlieferanten in einem *verschieden* gutem Zustande befanden.

Bei den Versuchen E (IV. Serie) und A (V. Serie) wurden normale Mutterpflanzen der weißen Sippe benutzt. Vom normalen Pollen haben im ersten Falle 22 %, im zweiten 38 % befruchtet. Vom immerspaltenden haben dagegen in beiden Fällen 19 % befruchtet. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens war demnach im ersten Falle höher (85 %) als im zweiten (49 %). Bei dem Versuch E war nun vor Kenntnis der Ergebnisse notiert worden, daß sich die normalen Pflanzen in einem schlechteren Allgemeinzustand als die immerspaltenden befanden (S. 447). Bei dem Versuch A hingegen waren die beiderlei Pollenlieferanten sicherlich in gleich gutem Zustand gewesen (S. 450). Es kann also kein Zweifel bestehen, daß die höhere relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens bei dem Versuche E auf den günstigeren Allgemeinzustand der immerspaltenden Pollenlieferanten zurückgeht. Dasselbe gilt für Versuch D (IV. Serie, immerspaltende Mutter), bei dem die gleichen Pflanzen wie bei E benutzt wurden.

Ferner ist es jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß auch bei den anderen Versuchen (C, F und G[1]), bei denen die relative Befruchtungsfähigkeit mehr als 50 % betrug, die als Pollenlieferanten benutzten normalen Blüten bzw. Pflanzen verhältnismäßig „schlechter" als die immerspaltenden waren — ohne daß hier äußerlich ein Unterschied bemerkt wurde.

Bei Versuch C (I. Serie, weiße Sippe) dienten die Mutterpflanzen gleichzeitig als Pollenlieferanten. Im Gegensatz zu Versuch B (vgl. unten) standen hier mehr immerspaltende als normale Pflanzen zur Verfügung[2]). Da außerdem auf den normalen Pflanzen

[1]) Das Ergebnis dieses Versuches wird weiter unten noch besonders diskutiert werden.

[2]) Die Zahlen der verfügbaren Versuchspflanzen wurden bei jeder Serie angegeben.

sehr viel mehr Blüten als auf den immerspaltenden für die Bestäubung gebraucht wurden, kann man annehmen, daß für die Pollenentnahme relativ bessere immerspaltende Blüten zur Verfügung standen. — Bei den Versuchen F (II. Serie, violette Sippe) und G (II. Serie, weiße Sippe) wurden zuerst die kräftigsten und „besten" normalen Pflanzen als Mutterpflanzen ausgesucht, so daß nur noch wenige Versuchspflanzen als Pollenlieferanten übrig blieben. Von den immerspaltenden Pflanzen wurden dagegen keine Mutterpflanzen gebraucht, so daß eine größere Zahl zur Auswahl der Pollenlieferanten vorhanden war.

Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme wird dadurch unterstrichen, daß umgekehrt in den beiden Versuchen A und B (Gruppe α), die eine relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens von nur 50 % ergaben, ein gleich guter Zustand für die beiderlei Pollenlieferanten anzunehmen ist. Gerade deswegen konnte sich offenbar der Unterschied in der potentiellen Befruchtungsfähigkeit voll auswirken.

Für Versuch A (V. Serie) wurde oben schon erwähnt, daß die beiderlei Pollenarten in gleich gutem Zustand gewesen sein müssen. Hier stand nämlich im Gegensatz zu allen anderen Serien eine so große Zahl von kräftigen, normalen Pflanzen zur Verfügung, daß auch nach Ausscheiden der Mutterpflanzen, noch viele „gute" Pflanzen zur Auswahl der Pollenlieferanten übrig blieben. — Bei Versuch B (I. Serie, violette Sippe) dienten wie bei Versuch C (I. Serie, weiße Sippe, vgl. oben) die Mutterpflanzen gleichzeitig als Pollenlieferanten. Im Gegensatz zu Versuch C standen aber mehr normale als immerspaltende Pflanzen zur Verfügung. Man kann vermuten, daß hier als normale Versuchspflanzen besonders kräftige und blütenreiche ausgesucht werden konnten, so daß von den beiderlei Pflanzen für die Pollenentnahme gleich gute Blüten zur Verfügung standen, obwohl auch hier auf den normalen Pflanzen sehr viel mehr Blüten als auf den immerspaltenden für die Bestäubung gebraucht wurden.

Wir können abschließend feststellen, daß die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens in den Versuchen C—F in 2 Fällen mit Sicherheit, in 2 Fällen mit großer Wahrscheinlichkeit infolge Verwendung von verhältnismäßig „besseren" immerspaltenden Pollenlieferanten zu hoch ausgefallen ist. Man kann daher annehmen, daß auch bei den Versuchen der Gruppe β die potentielle Befruchtungsfähigkeit nur 50 % beträgt.

c) Versuch G (Gruppe γ)

Das Ergebnis des Versuches G (II. Serie, weiße Sippe) steht zunächst im Widerspruch zu der Annahme einer Befruchtungsunfähigkeit der Hälfte des immerspaltenden Pollens, da die relative Befruchtungsfähigkeit 121 % beträgt. Wie oben schon ausgeführt wurde, ist auch hier, ebenso wie bei den Versuchen der Gruppe β, durch Verwendung von besonders „gutem" immerspaltenden Pollen die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens sehr wahrscheinlich zu hoch ausgefallen. Dadurch allein kann aber das Fehlen eines Unterschiedes zwischen beiden Pollensorten wohl kaum erklärt werden.

Die Bestäubungen mit den beiderlei Pollensorten wurden bei diesem Versuch auf normalen Mutterpflanzen ausgeführt, der „Kastrationsfehler" erreichte den höchsten Wert von allen Bestäubungsserien (1,2 Samen pro Blüte im Mittel; in einer einzelnen Blüte einmal 36 Samen!). Bei der sehr geringen Gesamtzahl bestäubter Blüten können nun zufällig die ungenügend kastrierten

vorwiegend mit immerspaltendem Pollen belegt worden sein. Es ist daher möglich, daß die sehr hohe relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens durch unbeabsichtigte Bestäubung mit normalem Pollen zustande gekommen ist. — Leider sind von dieser Serie keine Samen geerntet worden. Es ist daher nicht möglich, durch Aufzucht der F_2-Generationen sicherzustellen, daß normale Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind.

D. Zusammenfassende Deutung der Versuche

Die Diskussion der Ergebnisse bei den einzelnen Versuchen läßt sich folgendermaßen zusammenfassen. Der umfangreichste und methodisch beste Versuch A ergab mit völliger Sicherheit, daß die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur *halb* so groß wie die des normalen ist. Daraus konnte auf eine *potentielle* Befruchtungsunfähigkeit von 50 % des immerspaltenden Pollens geschlossen werden. Auch von den weniger umfangreichen und unter schlechteren Versuchsbedingungen durchgeführten Versuchen B—G, spricht B ohne weiteres und C—F mit großer Wahrscheinlichkeit *für* diese Annahme, während G wegen des hohen Kastrationsfehlers nicht dagegen angeführt werden kann. — Auf Grund des züchterischen Verhaltens konnte geschlossen und außerdem durch Aufzucht der Nachkommenschaft direkt nachgewiesen werden, daß die als befruchtungsunfähig angenommene *Hälfte* des Pollens die S′-Pollenkörner darstellt.

VI. Schluß

Durch die Ergebnisse abgezählter Bestäubungen kann die Letalitätserklärung des *Matthiola*-Falles als bewiesen angesehen werden. Eine völlige Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner, **nicht** eine Mutation („Konversion") des Faktors S′ in s, bewirkt, daß bei den immerspaltenden Pflanzen S′s nur die s-Pollenkörner zur Befruchtung gelangen. Die genetische Seite des Grundproblems der immerspaltenden Pflanzen konnte also geklärt werden. Aus den Untersuchungen von Kappert (1935), wie auch aus dem Auftreten unerwarteter Spaltungen (vgl. S. 466), folgt aber, daß in der Genetik der immerspaltenden Pflanzen noch eine Reihe von Fragen der Lösung harren. — Nachdem die Letalitätstheorie nunmehr bewiesen ist, kann wohl auch mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die „Ausnahme-Individuen" in 1 : 1 spaltenden Nachkommenschaften auf einen Faktorenaustausch zurückzuführen sind (vgl. S. 395). Die gonisch letale Wirkung des Faktors „S′" muß auf einer sehr engen Koppelung des Faktors S mit einem Letalfaktor beruhen.

Es soll nun noch kurz erörtert werden, auf welchem entwicklungsgeschichtlichem Stadium sich die gonische Sterilität manifestiert. Unsere Untersuchung der Keimung in vitro hat gezeigt, daß die Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner nicht auf einer völligen Keimungsunfähigkeit beruht, wie auf

Grund der Versuche von Waddington (1929) allgemein angenommen wurde. Der immerspaltende Pollen keimt vielmehr durchschnittlich zu etwa 70 %. Es mußte unentschieden bleiben, ob das Nichtkeimen und Platzen von 30 % der Körner auf einer somatischen oder auf einer gonischen Sterilität beruht. Auf Grund der durch die abgezählten Bestäubungen nachgewiesenen Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner kann man nun schließen, daß auch die Keimungsunfähigkeit eines Teiles der immerspaltenden Pollenkörner bei der Kultur in vitro gonisch bedingt ist, also ausschließlich die S′-Pollenkörner trifft. Von den 70% keimfähigen Körnern müssen etwa $^5/_7$ den Faktor s und etwa $^2/_7$ den Faktor S′ enthalten. Die nicht keimenden oder platzenden müssen vorwiegend S′-Pollenkörner sein.

Nachgewiesen wurde also einerseits, daß ein Teil der S′-Pollenkörner in vitro keimfähig ist und andererseits, daß kein S′-Pollenschlauch zur Befruchtung gelangt.

In welchem Entwicklungsstadium sich die Befruchtungsunfähigkeit der S′-Pollenkörner unter natürlichen Bedingungen manifestiert, kann jedoch nicht mit Sicherheit entschieden werden. Es wurde versucht, die Keimung und das Schlauchwachstum der beiderlei Pollenkörner auf der Narbe zu verfolgen (Sommer 1935). Die Pollenschläuche lassen sich mit Jodtinktur oder Baumwollblau gut färben. Die Versuche wurden aber bald abgebrochen, da es sich wegen der besonderen technischen (vgl. S. 408) und methodischen[1]) Schwierigkeiten als nahezu aussichtslos herausstellte, mit Sicherheit Unterschiede zwischen den beiden Pollensorten nachzuweisen. — Die Untersuchungen von Snow (1925) über die Pollenkeimung auf der Narbe sprechen dafür, daß auch unter natürlichen Bedingungen die Keimungsfähigkeit der immerspaltenden Pollenkörner herabgesetzt ist. An sich besteht natürlich die Möglichkeit, daß die S′-Pollenkörner auf der Narbe überhaupt nicht zur Keimung gelangen. Wahrscheinlich wird sich aber der S′-Pollen in vivo ebenso wie bei künstlicher Kultur verhalten: $^3/_5$ der Körner werden nicht keimen, $^2/_5$ Schläuche bilden. Die S′-Pollenschläuche müssen dann entweder so langsam wachsen, daß sie auch bei Aufhebung der Konkurrenz ihr Ziel nicht erreichen oder müssen vor der Befruchtung zugrunde gehen.

Abschließend sei noch darauf hingewiesen, daß sich offenbar die einzelnen immerspaltenden Sippen bzw. Individuen hinsichtlich des Zeitpunktes und Ausmaßes der Sterilisierung der S′-Pollenkörner unterscheiden. In einigen Fällen wird wahrscheinlich von vornherein ein Teil des S′-Pollens nicht normal ausgebildet und ist taub (vgl. S. 407). Bei einigen Individuen bzw. Sippen keimt vielleicht nur etwa 50 %, bei anderen möglicherweise 80—90 % des immerspaltenden Pollens (vgl. S. 426—427). In unseren Versuchen erwiesen sich alle S′-Pollenschläuche als völlig befruchtungsunfähig. Es ist aber denkbar, daß es Sippen gibt, bei denen doch ein Teil der S′-Pollenkörner bei aufgehobener Konkurrenz der Pollenschläuche zur Befruchtung gelangen kann.

---

[1]) Die Ausführungen über die Untersuchung der Pollenschläuche in vitro (S. 428) gelten auch hier.

VII. Zusammenfassung der Ergebnisse

A. Fragestellung

1. Die Blütenfüllung bei *Matthiola* wird von einem rezessivem Faktor s bedingt. Gefüllte Pflanzen ss sind völlig steril. Außer „normalen" Pflanzen SS oder Ss, deren Erbverhalten ganz den Mendelschen Regeln folgt, gibt es noch einen besonderen Typ von Heterozygoten, die sogen. immerspaltenden Pflanzen S's. Diese geben einfache und gefüllte Pflanzen stets in einem Verhältnis von etwa 1:1. Das beruht nicht auf der Ausschaltung einer Zygotenklasse, sondern darauf, daß der Pollen nur den Faktor s, aber nicht den Faktor S' überträgt (Saunders).

2. Es wird gezeigt, daß für das Grundproblem und die weiteren Besonderheiten (primärer Überschuß an Gefüllten, zygotisch-subletale Wirkung des Faktors S', Auftreten von „Ausnahme-Individuen") der immerspaltenden Pflanzen nach dem bisherigen Stand der Untersuchung zwei Erklärungsmöglichkeiten diskutierbar sind: 1. Die Annahme einer gonischen Sterilität des Faktors S' („Letalitätserklärung" von Goldschmidt, Belling und Frost). 2. Die Annahme einer regelmäßigen und 100prozentigen Mutation („Konversion") des Faktors S' in s („Konversionserklärung" von Winkler).

3. Durch vergleichende Untersuchungen des normalen und des immerspaltenden Pollens sollte daher die Frage nach der Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geklärt und damit eine Entscheidung zwischen beiden Annahmen erbracht werden. Nach der Letalitätserklärung muß die Hälfte des Pollens befruchtungsunfähig sein. Nach der Konversionserklärung ist eine 100prozentige Tauglichkeit des Pollens zu erwarten. Da aber der Faktor S' eine subletale Wirkung auf die Diplonten ausübt, wäre das Vorkommen einer somatisch bedingten Pollensterilität auch bei Zutreffen der Konversionserklärung möglich.

B. Züchterische Analyse des untersuchten Materials

1. Wegen der Möglichkeit des Auftretens von normalen „Ausnahme-Individuen" aus immerspaltenden Familien (Kvasnikov, Kappert, Winge) mußte bei den zu prüfenden Familien bzw. Individuen das züchterische Verhalten analysiert werden. Insbesondere wurde das von Kappert (1934) gefundene Kriterium der Schotenlänge zur Unterscheidung normaler und immerspaltender Individuen benutzt.

2. In der Nachkommenschaft von 1:1 spaltenden Familien wurden bei der violetten Sippe 4 Ss-Pflanzen (3:1 spaltend) und 1 SS'-Pflanze (konstant einfach) gefunden (vgl. S. 402 und 405). Bei den anderen Sippen, vor allem auch bei der in größerem Umfange untersuchten Sippe „gelb und weiß Kappert", gelangten dagegen keine Ausnahme-Individuen zur Beobachtung.

C. Morphologische und zytologische Untersuchung des Pollens

Es konnte bestätigt werden, daß der immerspaltende Pollen äußerlich meist zu fast 100 % gut ausgebildet ist. Vitalfärbungen und Untersuchungen der Kerne ergaben keinerlei Unterschiede zwischen normalem und immerspaltendem Pollen. Der generative Kern teilt sich schon im Pollenkorn in die beiden Spermakerne: der Pollen ist „dreikernig".

D. Untersuchung der Pollenkeimung in vitro

1. Der Pollen gibt „keimungsfördernde Substanzen" ab. Die Konzentration dieser Stoffe wird in feuchten Medien so gering, daß keine ungestörte Keimung eintritt und die Pollenkörner platzen. Mit einer von Renner angegebenen Methode der „indirekten Wasseraufnahme" (Aussaat auf trockener Gelatine, die in der feuchten Kammer quillt) wurde aber bei fast allen Sippen eine regelmäßige und sehr gute Keimung erzielt. Es wurde ausschließlich trockener Pollen verwendet.

2. In etwa 700 Versuchen wurde bei einer großen Zahl von normalen und immerspaltenden Individuen aus 6 verschiedenen Sippen der Keimungsprozentsatz geschätzt. Die durchschnittliche Keimung des normalen Pollens beträgt bei fast allen Individuen 90 %. Die durchschnittliche Keimung des immerspaltenden Pollens beträgt bei einigen wenigen Pflanzen (darunter eine von der Konstitution SS', vgl. S. 418) etwa 50 %, bei den meisten aber etwa 70(—80) %.

3. Auszählung der Keimung bei 6 verschiedenen Sippen (1932): In 21 Versuchen keimten 4348 Pollenkörner von 12 normalen Pflanzen durchschnittlich zu 88,9 %. In 27 Versuchen keimten 6046 Pollenkörner von 15 immerspaltenden Pflanzen zu 62,4 %.

4. Auszählung der Keimung bei der violetten Sippe (1933): In 6 Versuchen keimten 1307 Pollenkörner von 4 normalen Pflanzen zu 89,3 %. In 12 Versuchen keimten 2865 Pollenkörner von 6 immerspaltenden Pflanzen zu 69,4 %.

5. Beim immerspaltenden Pollen ist nicht nur die Zahl der ungekeimten, sondern auch die Zahl der geplatzten Pollenkörner stets höher als beim normalen. Es gelingt weder durch Erschwerung der Wasseraufnahme noch durch Zusatz von Extrakten aus Antheren normaler oder immerspaltender Pflanzen den Prozentsatz der platzenden Körner herabzusetzen.

6. Die Versuche bestätigen die Ergebnisse von Snow und Waddington nur in gewisser Hinsicht. Es ist zwar die Keimungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens geringer als die des normalen, aber im allgemeinen keimt weit über die Hälfte (durchschnittlich etwa 70 %) des immerspaltenden Pollens. Die Deutung der Versuche von Waddington (44 % durchschnittliche Keimung beim normalen und 19 % beim immerspaltenden Pollen) durch die Annahme einer Keimungsunfähigkeit der *Hälfte* des immerspaltenden Pollens trifft also nicht zu.

7. Untersuchungen der Keimungszeit, der Schlauchlänge und der Kerne ergaben keinerlei Unterschiede zwischen den Schläuchen beider Pollensorten.

E. Untersuchung der Befruchtungsfähigkeit durch abgezählte Bestäubungen

1. Zur Untersuchung der Befruchtungsfähigkeit des Pollens wurden „abgezählte Bestäubungen" ausgeführt. Jede Narbe wurde entweder mit 40 oder mit 50 Pollenkörnern belegt (die Zahl der Samenanlagen pro Blüte beträgt durchschnittlich etwa 48). Es wurden hauptsächlich normale (z. T. auch

immerspaltende) Mutterpflanzen mit normalem und immerspaltendem Pollen bestäubt.

2. In eingehenden Versuchen wurde der Einfluß verschiedener Versuchsbedingungen geprüft. — Beim immerspaltenden Pollen gibt die Bestäubung der „Narbenseiten" und die Verwendung „frischen" Pollens weit bessere Ergebnisse als „Narbenmitte" und „trockener" Pollen. Beim normalen Pollen macht sich dieser Unterschied der Bestäubungsart nicht oder nur in geringem Maße geltend.

3. Wenn nur wenige Samen entstehen, befinden sich diese vorwiegend in der unteren Hälfte der Fruchtknoten. Es muß angenommen werden, daß die unteren Samenanlagen *zuerst* befruchtet werden. Die befruchtungsphysiologische Deutung dieses Befundes wird diskutiert.

4. Durch Aufzucht von F_1- und F_2-Nachkommenschaften aus den Kreuzungen immerspaltend S's ♀ × immerspaltend S's ♂ und normal SS ♀ × immerspaltend S's ♂ konnte nachgewiesen werden, daß auch nach aufgehobener Konkurrenz der Pollenschläuche um die Eizellen keine S'-Pollenkörner zur Befruchtung gelangt sind. (Die F_2-Generationen der Kreuzungen weiß SS ♀ × weiß S's ♂ spalteten größtenteils in unerwarteter Weise, meist trat ein Überschuß an Einfachen auf. Diese abnormen Spaltungen sind aber offenbar ohne Bedeutung für unsere Fragestellung.)

5. Die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens im Vergleich zu der des normalen (die „relative Befruchtungsfähigkeit") wurde in 7 Versuchen untersucht, bei denen mit beiden Pollensorten gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen bestäubt wurde. Nur Versuche mit der für den immerspaltenden Pollen günstigsten Bestäubungsart wurden ausgewertet.

a) Bei dem umfangreichsten und methodisch besten Versuch A (V. Serie) gab nach Bestäubung von je 160 Blüten mit 50 Körnern normaler Pollen 18,94 ± 0,62, immerspaltender 9,29 ± 0,39 Samen pro Blüte im Durchschnitt. Die relative Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens beträgt **49,1** %, selbst unter Zugrundelegung des dreifachen mittleren Fehlers kann sie nur zwischen 39 % und 61 % liegen. Es ist also statistisch völlig sichergestellt, daß hier die Befruchtungsfähigkeit des immerspaltenden Pollens nur *halb* so groß wie die des normalen ist. Aus diesem Ergebnis kann man (vgl. S. 472—473) auf eine *potentielle* Befruchtungsunfähigkeit von 50 % des immerspaltenden Pollens — nämlich der S'-Körner — schließen.

b) Auch die 6 unzulänglichen Versuche B—G sind mit dieser Annahme vereinbar: 1 Versuch (B) spricht ohne weiteres dafür. — Die in 4 Versuchen mehr als 50 % betragende relative Befruchtungsfähigkeit ist in 2 Fällen sicher, in 2 Fällen sehr wahrscheinlich auf die Verwendung von „besseren" immerspaltenden Pollenlieferanten zurückzuführen. — Bei Versuch G wurde zwar kein Unterschied in der Befruchtungsfähigkeit beider Pollensorten gefunden. Wegen des hohen Kastrationsfehlers ist dieses Ergebnis aber völlig unsicher.

F. Schluß

1. Durch die Ergebnisse der abgezählten Bestäubungen kann die Letalitätserklärung als bewiesen angesehen werden. Nunmehr

kann auch mit größter Wahrscheinlichkeit angenommen werden, daß die von Kvasnikov, Kappert und Winge beobachteten „Ausnahme-Individuen" in 1 : 1 spaltenden Nachkommenschaften auf einen Faktorenaustausch zurückzuführen sind. Die gonisch letale Wirkung des Faktors „S'" muß auf einer sehr engen Koppelung des Faktors S mit einem Letalfaktor beruhen.

2. Die Befruchtungsunfähigkeit der S'-Pollenkörner ist nicht die Folge einer völligen Keimungsunfähigkeit, wie die Untersuchung der Pollenkeimung in vitro im Gegensatz zu Waddington gezeigt hat. Es ist anzunehmen, daß sich auch in vivo die gonisch letale Wirkung des Faktors S' auf verschiedenen Entwicklungsstadien der männlichen Gonen z. T. schon bei der Keimung, z. T. erst bei der Schlauchentwicklung manifestiert. Die einzelnen immerspaltenden Sippen bzw. Individuen unterscheiden sich offenbar hinsichtlich des Zeitpunktes und Ausmaßes der Sterilisierung des S'-Pollens (siehe S. 477).

Literaturverzeichnis

Branscheidt, P., 1930, Zur Physiologie der Pollenkeimung und ihrer experimentellen Beeinflussung. Planta **11**, 368—456.

Belling, J., 1915, On the time of segregation of genetic factors in plants. Americ. Nat. **49**, 125—126.

Breslavec, L. P., 1935, Unterscheidende Befruchtung beim Hanf. C. R. Acad. Sci. USSR. **2**, 297—302. (Russisch mit engl. Zusammenfassung.)

Correns, C., 1900, Über den Einfluß, welchen die Zahl der zur Bestäubung verwendeten Pollenkörner auf die Nachkommenschaft hat. Ber. D. Bot. Ges. **18**, 422—435; Ges. Abhdlg. **5**, 42—54.

—, 1916, Über den Unterschied von tierischem und pflanzlichem Zwittertum. Biolog. Centralbl. **36**, 12—24; Ges. Abhdlg. **39**, 785—796.

—, 1917, Ein Fall experimenteller Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. Pr. Akad. Wiss. **51**, 685—717; Ges. Abhdlg. **42**, 849—879.

—, 1918, Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. Pr. Akad. Wiss. **50**, 1175—1200; Ges. Abhdlg. **44**, 925—949.

—, 1921, Zweite Fortsetzung der Versuche zur experimentellen Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses. Sitzgsber. Pr. Akad. Wiss. **18**, 330—354; Ges. Abhdlg. **53**, 1109—1132.

Darlington, C. D., 1932, Chromosomes and plant breeding. London (Macmillan and Co.) 112 S.

Frost, H. B., 1915, The inheritance of doubleness in *Matthiola* and *Petunia*. I The Hypotheses. Americ. Nat. **49**, 623—636.

Goldschmidt, R., 1913, Der Vererbungsmodus der gefüllten Levkojenrassen als Fall geschlechtsbegrenzter Vererbung? Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **10**, 74—98.

—, 1928, Einführung in die Vererbungswissenschaft. 4. Aufl. Berlin (J. Springer) 568 S.

Gotoh, K., 1931, Physiological researches on pollen, with special reference to the artificial germination of Gramineae pollen. Mem. Fac. Science and Agricult. Taihoku Imp. University, Vol. III, Nr. 2, Botany Nr. 3, 197 S.

Kappert, H., 1932, Abweichende Spaltungsergebnisse in der Vererbung der Blütenfüllung zweier Levkojen-Sippen. Zeitschr. f. Züchtg. A. Pflanz. Züchtg. **17**, 147—155.

—, 1934, Grundriß der gärtnerischen Pflanzenzüchtung. Berlin (P. Parey), 148 S.

—, 1935, Der hypothetische Letalfaktor in den immerspaltenden Levkojensippen. Zesde Internationaal Botanisch Congres, Amsterdam 1935. Proceedings (Leiden, E. J. Brill) **2**, 62—64.

Kuhn, E., 1933, Über die Geschlechterverteilung bei *Thalictrum polygamum* und *Th. dasycarpum*. Naturwiss. **21**, 341—346.

—, 1934, Untersuchungen zur Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*: Pollenkeimung und Zytologie. (Vortrag auf der Tagung der Dtsch. Botanischen Gesellschaft Marburg 1934). Ber. D. Bot. Ges. **52**, (9)—(10).

—, 1935, Untersuchungen zum Problem der Vererbung der Blütenfüllung bei *Matthiola*. (Vortrag auf der Tagung der Dtsch. Ges. f. Vererbungswissenschaft Jena 1935). Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbgsl. **70**, 538—541.

—, 1937a, Zur Physiologie der Pollenkeimung bei *Matthiola*. (Manuskript.)

—, 1937b, Über die Trabanten bei normalen und immerspaltenden Sippen von *Matthiola incana* (Manuskript.)

Michaelis, P., 1931, Entwicklungsgeschichtlich-genetische Untersuchungen an *Epilobium*. I. Untersuchungen zur Tetradenanalyse. Planta, **14**, 566—581.

Kvasnikov, B.V., 1929, A study of doubleness in *Matthiola*. Annalen d. landw. Timiriasev-Akademie Moskau **4**, 53—96. (Russisch mit engl. Zusammenfassung.)

Nobbe, F., Schmid, E., Hiltner, L., Richter, L., 1888, Über den Einfluß der Keimungsenergie der Samen auf die Entwicklung der Pflanzen. Mittlg. pflanzenphys. Versuchsstation zu Tharand. XLII. Landw. Versuchsstationen **35**, 137—148.

Philp, J. und Huskins, C. L., 1931, The cytology of *Matthiola incana* R. Br., especially in relation to the inheritance of double flowers. Journ. of Geneties **24**, 359—404.

Renner, O., 1919, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Oenotheren. Zeitschr. f. Bot. **11**, 305—380.

Saunders, E. R., 1911, Further experiments on the inheritance of „doubleness" and other characters in stock. Journ. of Genetics **1**, 303—376.

—, 1915, A suggested explanation of the abnormally high records of doubles quoted by growers of stocks (*Matthiola*). Journ. of Genetics **5**, 137—143.

—, 1916, On selective partial sterility as an explanation of the behavior of the double-throwing stock and the *Petunia*. Americ. Nat. **50**, 486—498.

—, 1923, A reversionary character in the stock (*Matthiola incana*) and its significance in regard to the structure and evolution of the gynoecium in the Rhoeadales, the Orchidaceae and other families. Annals of Bot. **37**, 451—482.

—, 1928, *Matthiola*. Bibliographia Genetica **4**, 141—170.

Snow, R., 1924, Counted grain pollinations in *Matthiola*. Americ. Natural. **58**, 316—321.

—, 1925, Germination tests with pollen of stocks. Journ. of Genetics **15**, 237—243.

Waddington, C.H., 1929, Pollen germination in stocks and the possibility of applying a lethal factor hypothesis to the interpretation of their breeding. Journ. of Genetics **21**, 193—206.

Waldersdorff, Maria Gräfin, 1924, Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv **6**, 84—110.

Westergård, M., 1936, On the satellites in the eversporting *Matthiola* races. Compt. rend. Travaux du Labor. Carlsberg. Série physiologique. **21**, 195—204.

Winge, O., 1932, The inheritance of double flowers and other characters in *Matthiola*. Zeitschr. f. Züchtg. A. Pflanzenzüchtung **17**, 118—135.

Winkler, H., 1930, Die Konversion der Gene. Jena (G. Fischer) 186 S.

Wulff, H. D., 1933, Beiträge zur Kenntnis des männlichen Gametophyten der Angiospermen. Planta **21**, 12—50.

Yasuda, S., 1934, Physiological research on self-incompatibility in *Petunia violacea*. Bull. Imp. Coll. Agricult. and Forestry. Morioka, Nippon. Nr. XX, S. 1—95.